

Die Bedeutung von Umweltfaktoren,
Konkurrenz und
Räuber-Beute-Beziehungen für die
Koexistenz dreier Daphnienarten
Eine Freilandanalyse im Seeoner Klostersee

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereichs Biologie
an der Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von
Alfred Seitz
aus Waldmünchen

München 1977

Die Bedeutung von Umweltfaktoren,
Konkurrenz und
Räuber-Beute-Beziehungen für die
Koexistenz dreier Daphnienarten
Eine Freilandanalyse im Seener Klostersee

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereichs Biologie
an der Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von
Alfred Seitz
aus Waldmünchen

München 1977

1. Berichterstatter: Prof. Dr. J. Jacobs
2. Berichterstatter: Prof. Dr. O. Siebeck

Tag der mündlichen Prüfung: 17. November 1977



Für die Unterstützung bei der Durchführung dieser Arbeit bin ich vielen zu Dank verpflichtet.

Herrn Prof. Jacobs danke ich dafür, daß er jederzeit zu Anregungen und kritischen Diskussionen bereit war und meine Arbeit auch nach der Übersiedelung nach Bayreuth großzügig unterstützt hat. Herrn Prof. Siebeck danke ich für die Möglichkeit, Geräte aus seiner Abteilung benutzen zu dürfen und Herrn Dr. G. Platz am Lehrstuhl für Physikalische Chemie der Universität Bayreuth für seine Hilfe bei der Einarbeitung am Prozeßrechner.

Herr Franz Höfler hat mir bei Problemen in der Werkstatt und bei gewichtigen Arbeiten im, auf und am See geholfen. Fräulein Ulla Gerhäuser war mir bei der Mühe der Anfertigung der Abbildungen behilflich.

Herrn Prof. Zwölfer danke ich für die Möglichkeit, auch in Bayreuth an meiner Dissertation arbeiten zu können und Herrn Prof. Kaiser für die kritischen Anmerkungen zum Manuskript.

Schließlich danke ich allen in München und Bayreuth, die mich während der schlimmsten Zeiten ertragen und moralisch unterstützt haben.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

- INHALT -

	Seite
<u>A EINLEITUNG</u>	1
<u>B FREILANDARBEITEN</u>	4
1. Phytoplankton, Zooplankton und meteorologische Faktoren	4
1.1. Material und Methode	4
1.1.1. Der See	4
1.1.2. Das Zooplankton	4
1.1.3. Die Probenentnahme	7
1.1.4. Die Auswertung der Proben	8
1.2. Ergebnisse und Diskussion	10
1.2.1. Verlauf der abiotischen Faktoren im Versuchszeitraum	10
1.2.1.1. Sonnenscheindauer und Bewölkungsgrad	10
1.2.1.2. Seetemperatur	10
1.2.2. Biotische Faktoren	12
1.2.2.1. Die Chlorophyllkonzentration	12
1.2.2.2. Das Zooplankton	12
1.2.2.2.1. Der Jahreszyklus der Daphnien	12
1.2.2.2.2. Die Vertikalverteilung der Daphnien	17
1.2.2.2.3. Die übrigen Zooplankter	19
2. Die Dispersionsdynamik der Fische	21
2.1. Material und Methode	21
2.1.1. Das Echolot	21
2.1.2. Bestimmung der Richtcharakteristik des Echographen	21
2.1.3. Durchführung der Messungen	23
2.1.4. Die Auswertung der Echogramme	23
2.2. Ergebnisse	25
2.2.1. Die tageszeitliche Verteilung der Fische	25
2.2.2. Die Jahresperiodik der Fischverteilung	29
2.3. Diskussion	32

C BERECHNUNGEN ZUR POPULATIONSDYNAMIK DER DAPHNIEN 36

1.	Methode	36
1.1.	Definitionen	36
1.2.	Wachstumsrate	37
1.3.	Geburtsrate und Sterberate	37
1.3.1.	Iterationsverfahren zur Schätzung der Geburts- und Sterberate	38
1.3.2.	Bestimmung der Entwicklungsdauer	47
2.	Ergebnisse und Diskussion	52
2.1.	Die Entwicklungsdauer der Daphnien	52
2.2.	Die Wachstumsraten	54
2.3.	Die Geburtsraten	56
2.4.	Die Sterberaten	60
2.5.	Vergleich der verschiedenen Berechnungsmethoden für die Geburts- und Sterberate	64

D KAUSALANALYSE DER POPULATIONSDYNAMIK 70

1.	Wachstumsrate	70
2.	Geburtsrate	75
2.1.	Einfluß von Eirate und Entwicklungsdauer	75
2.2.	Ursachen der Fluktuation der Eirate	78
2.3.	Die Regulation der Gelegegröße	82
2.3.1.	Bestimmung der Zeitverzögerung für die Determination der Gelegegröße	83
2.3.2.	Der Einfluß der Umweltfaktoren auf die Gelegegröße	87
2.3.3.	Kausalanalyse für die Regelung der Gelegegröße bei <i>Daphnia hyalina</i>	92
2.4.	Diskussion	100
2.4.1.	Zeitverzögerung	100
2.4.2.	Determination der Gelegegröße	102
3.	Die Sterberate	108
3.1.	Die Regulation der Sterberate der Daphnien	109
3.2.	Selektiver Fischfraß	112
3.3.	Diskussion	121

<u>E</u>	<u>SCHLUSSFOLGERUNGEN</u>	Seite
		129
1.	Wie ist mit den gefundenen Ergebnissen die Koexistenz der drei Daphnienarten im Klostersee erklärbar?	129
1.1.	Die Konkurrenzmechanismen	129
1.2.	Stabilisierungsmechanismen für die Koexistenz	130
1.3.	Das Modell von JACOBS	136
<u>F</u>	<u>ZUSAMMENFASSUNG</u>	139
<u>G</u>	<u>LITERATURVERZEICHNIS</u>	142
<u>H</u>	<u>ANHANG</u>	152

A EINLEITUNG

Das weitgehend homogene Milieu des Freiwasserraums von Seen stellt an seine Bewohner besondere Ansprüche. Die Tierpopulationen, die dort leben, haben es besonders schwer, sich gegen Räuber oder Konkurrenten zu behaupten. Es gibt hier kaum Refugien, aus denen neu kolonisiert werden kann oder in die sich Populationen bei zu starkem Selektionsdruck zurückziehen können.

Dennoch koexistieren in vielen Seen mehrere, oft nahe verwandte Zooplankton - Arten (TAPPA, 1965; PATALAS, 1975).

Gerade wegen dieses scheinbar einfach strukturierten Lebensraumes ist eine beträchtliche Anzahl von Freiland- und Laborarbeiten zur Koexistenz von Zooplankton durchgeführt worden (HUTCHINSON, 1951, 1961; BROOKS & DODSON, 1965; HALBACH, 1969; ZARET, 1972, 1975; ALLAN, 1974; NEILL, 1975; STAVEN, 1975). Es ist in diesen Arbeiten immer wieder gezeigt worden, daß trotz der scheinbar ähnlichen Ansprüche, die die untersuchten Arten an die Umwelt stellen, doch beträchtliche Unterschiede im Verhalten, in der Nahrungsauswahl und in den physiologischen Reaktionen auf Umwelteinflüsse bestehen. Diese Unterschiede, so kann man als Arbeitshypothese annehmen, sind um so kleiner, je ähnlicher, d.h. näher verwandt, die koexistierenden Arten sind. Wird der Unterschied immer geringer, so muß bei einem

bestimmten Ähnlichkeitsgrad die Ähnlichkeit der Wechselwirkungen mit der Umwelt so groß sein, daß das klassische Prinzip der Nischentrennung versagt. Nach dem Exklusionsprinzip (HARDIN, 1960) ist Koexistenz unter solchen Umständen grundsätzlich auf lange Sicht nicht möglich. In dieser Arbeit möchte ich mich mit solchen ähnlichen Arten befassen.

Im Seeoner Klostersee im Chiemgau (Oberbayern) koexistieren seit mindestens mehreren Jahrzehnten mindestens zwei, wahrscheinlich drei *Daphnia* - Arten *) (SCHMIDT, 1925; AURICH, 1933; GESSNER, 1953). Diese Koexistenz war der Anlaß mehrerer Untersuchungen (BOHL, 1974; KUCKLENTZ, 1975; SCHMELZER, 1976; JACOBS, 1977 a, b), die sich mit dem Einfluß von Räubern auf Planktonpopulationen, bzw. mit der Antwort von Daphnien auf Umwelteinflüsse (vor allem Temperaturschwankungen) befaßten.

In dieser Arbeit will ich durch eine eingehende Freilandanalyse klären, durch welche Mechanismen die Koexistenz der drei *Daphnia* - Arten möglich ist. Da Dichteänderungen von Populationen durch Änderungen von Geburts- und/oder Sterberaten hervorgerufen werden (wenn Ein- und Auswanderung ausgeschlossen ist), habe ich besonderes Augenmerk auf diese Faktoren gelegt.

*) J. HRBÁČEK hat sie 1973 als *Daphnia hyalina hyalina* (LEYDIG), *Daphnia galeata gracilis* (HELLICH) und *Daphnia cucullata* (SARS) bestimmt. Ich bin ihm dafür zu großem Dank verpflichtet.

Es war daher notwendig, auch die angrenzenden Trophiestufen (Phytoplankton und Fische) zumindest grob mit in die Untersuchung aufzunehmen.

Im Einzelnen möchte ich dabei folgende Probleme untersuchen:

1. Wie ist die räumliche und zeitliche Verteilung der drei *Daphnia* - Arten im Klostersee, und welche Auswirkungen haben Unterschiede der Verteilung auf die Populationsdynamik?
2. Welche Faktoren beeinflussen die Eizahl pro Tier und damit die Geburtenrate, und mit welcher zeitlichen Verzögerung wirken diese?
3. Durch welche Faktoren wird die Mortalität der Daphnien beeinflusst?
4. Gibt es Beziehungen zwischen der Verteilung der Fische und der der Daphnien?

B FREILANDARBEITEN

1. Phytoplankton, Zooplankton und meteorologische Faktoren

1.1. Material und Methode

1.1.1. Der See

Der Seeoner Klostersee (Abb. 1) liegt im Alpenvorland, nördlich des Chiemsees (45° 34' östl. Länge, 53° 15' nördl. Breite). Er hat eine Seefläche von insgesamt 46 ha. Der See ist in drei Becken gegliedert, den sogenannten Weidsee, der mit etwa 78% den größten Teil des Klostersees umfaßt, die Weinbergbucht (ca. 16%) und die Herzogbucht (ca. 6%). Der mittlere Wasserspiegel liegt 517 m über N.N., die maximale von mir gefundene Tiefe beträgt 14 Meter. Der See ist mäßig eutroph; Phytoplanktonfrischgewicht im August 1973 1000 - 2000 mg/m³ (AMANN, 1974). Die Untersuchungen zu dieser Arbeit beschränken sich auf den Weidsee.

1.1.2. Das Zooplankton

Im Klostersee habe ich mehrere Cladocerenarten gefunden:

Daphnia hyalina hyalina (LEYDIG) *)

Daphnia galeata gracilis (HELLICH) *)

Daphnia cucullata (SARS) *)

Ceriodaphnia pulchella (SARS)

Bosmina longirostris (LILLJEBORG)

Diaphanosoma brachyurum (LIEVEN)

Sida crystallina (MÜLLER)

Leptodora kindtii (FÖCKE)

*) vgl. Abb. 2

ABBILDUNG 1 TIEFENKARTE DES KLOSTERSEES

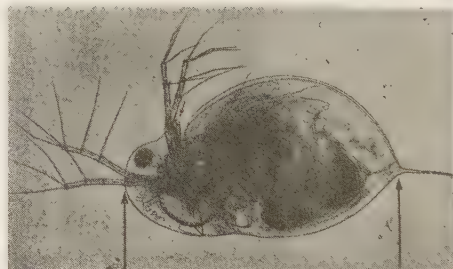


x = Probenentnahmestelle. ----- = Kurs für Echolotungen.
Nach HOFMANN & LOUIS, (1968). Die angegebenen maximalen Tiefen
wurden weder im Weidsee noch in der Weinbergbucht gefunden.

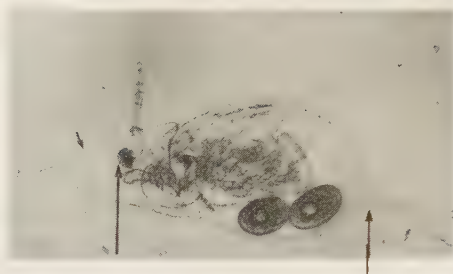
ABBILDUNG 2 DIE DREI DAPHNIENARTEN DES SEEONER KLOSTERSEES



DAPHNIA HYALINA



DAPHNIA GALEATA



DAPHNIA CUCULLATA

Die kleinen Pfeile markieren die Bestimmungsmerkmale, die großen die Meßpunkte für die Längenmessung

An Copepoden sind vorhanden:

Eudiaptomus spec.

Cyclops spec.

Die Larve der Büschelmücke *Chaoborus* wurde in den Tag- und Nachtproben selten gefangen.

Mit Ausnahme von *Sida* und den anders bestimmten Daphnien entspricht diese Artenliste der von GESSNER, (1953).

1.1.3. Die Probenentnahme

Die Proben wurden zwischen 12 und 14 Uhr bzw. zwischen 22.30 und 23.30 Uhr mit einer Allweiler Flügelpumpe Nr. 4 entnommen. Das Boot wurde dazu an der tiefsten Stelle des Sees (in Abb. 1 mit x gekennzeichnet) mit einer 10 m langen Leine an einer Boje befestigt, so daß während der Probennahme ein beschränktes Umhertreiben möglich war. Es wurden mit 1 m Tiefenabstand je 5 l (1973) bzw. 10 l (1974) Seewasser durch ein engmaschiges Sieb (Maschenweite 0,1 mm) filtriert und mit einer Formol-Zucker-Lösung fixiert. Dadurch bleiben die Plankter weitgehend undeformiert und verlieren keine Eier (HANEY & HALL, 1973), was für die Produktions- und Größenmessung wichtig ist.

Gleichzeitig wurde je eine 1 l-Probe zur Chlorophyllbestimmung entnommen.

Zur selben Zeit wurde in ebenfalls 1 m-Abständen die Temperatur mit einer Thermistorsonde gemessen.

Die Probenentnahme erfolgte in unregelmäßigen Abständen ca. alle 8 Tage von Mai bis November 1973 und von März bis Oktober 1974. Im Winter 1973 - 1974 war wegen

des ungünstigen Wetters (kein tragfähiges Eis) keine Probenentnahme möglich.

1.1.4. Die Auswertung der Proben

- a) Die Bestimmung der Chlorophyllkomponenten erfolgte nach der Methode von RICHARDS & THOMPSON, (1952) bzw. CREITZ & RICHARDS, (1955) mit den Faktoren von PARSON & STRICKLAND, (aus SCHWÖRBEL, 1966).
- b) Die Zooplanktonproben habe ich bei 32-facher Vergrößerung mit dem Binokular in Petrischalen ausgezählt. Die Auswertung erfolgte für je eine Probenentnahme pro Monat nach einzelnen Meterstufen. Registriert habe ich dabei Anzahl und Eizahl sowie die Größe von mindestens 100 (meist viel mehr) Daphnien jeder Art oder des ganzen Probeninhalts, außerdem die Anzahl der restlichen Zooplankter. Die Größen der Daphnien wurden für *Daphnia hyalina* und *Daphnia galeata* von Spinaansatz bis Kopfende, für die zyklomorphe *Daphnia cucullata* von Spinaansatz bis Augenerkante gemessen. Der Unterschied zu einer Frühjahrsform ohne Helm ist mit weniger als 5 % praktisch vernachlässigbar. Die Größenmessungen habe ich bei ebenfalls 32-facher Vergrößerung mit einem Okularmikrometer durchgeführt.
- Die einzelnen Teilproben habe ich, nach sorgfältigem Mischen, mit einer weiten Pipette entnommen. Aus den so gewonnenen Daten habe ich jeweils den Inhalt von 100 l Seewasser berechnet.

- c) Die Daten für Bewölkungsgrad und Sonnenscheindauer stammen von der Wetterstation Kotzing am Chiemsee und wurden mir freundlicher Weise vom DEUTSCHEN WETTERDIENST überlassen. Da alle populationsdynamischen Daten, wie Wachstums-, Geburts- und Sterberaten, sowie Selektionskoeffizienten, sich jeweils auf das Intervall zwischen zwei Probenentnahmen beziehen, habe ich für die statistische Auswertung jeweils die mittlere Sonnenscheindauer und den mittleren Bewölkungsgrad im Intervall zwischen zwei Probenentnahmen benutzt.
- d) Die Durchführung der Berechnungen erfolgte mit einem Tischrechner und im Leibniz - Rechenzentrum der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, sowie am Prozeßrechner des Lehrstuhls für Physikalische Chemie der Universität Bayreuth. Verwendet wurden neben eigenen Programmen für die statistische Auswertung das Programmpaket SPSS (NIE, BENT, HULL, 1969).

1.2. Ergebnisse und Diskussion

1.2.1. Verlauf der abiotischen Faktoren im Versuchs- zeitraum.

1.2.1.1. Sonnenscheindauer und Bewölkungsgrad

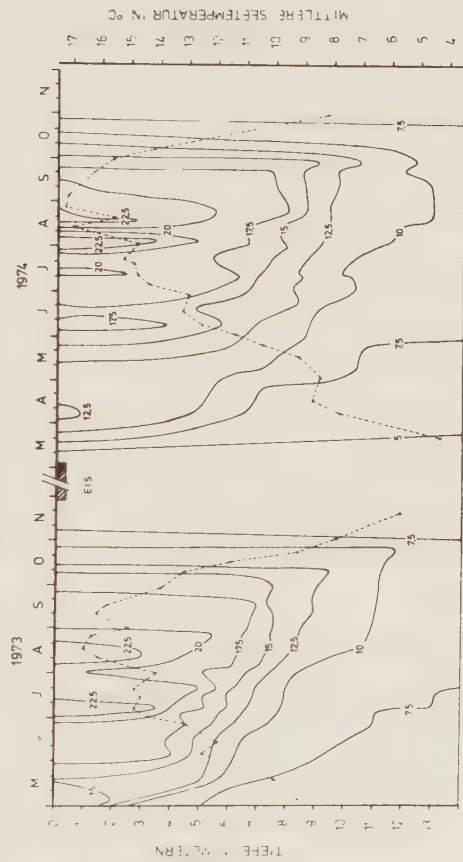
Der Gang von Sonnenscheindauer und Bewölkungsgrad ist im Anhang in Tabelle 24 wiedergegeben. Es sind deutliche Unterschiede zwischen den beiden Versuchsjahren zu erkennen. Besonders das Frühjahr 1974 zeichnet sich durch sehr geringe Sonnenscheindauer aus, was sich auch in einem entsprechenden Verlauf der Seetemperatur widerspiegelt.

1.2.1.2. Die Seetemperatur

Der See zeigt in beiden Untersuchungsjahren eine starke thermische Schichtung (Abb. 3). Die Thermokline wandert, abgesehen von kurzzeitigen Störungen durch Schlechtwetterperioden, im Laufe des Sommers ständig nach unten. Im Herbst wird aufgrund der abnehmenden Schichtungsstabilität eine vollkommene Durchmischung erreicht. Die Wassertemperatur betrug zu diesem Zeitpunkt jeweils ca. 8° C.

Das erste Eis bildete sich um den 29. November 1973 und blieb, allerdings fast immer als nicht tragfähige Schicht, bis Mitte März 1974. Aufgrund des schlechten Frühjahrs 1974 sind besonders zwischen den ersten Jahreshälften größere Unterschiede zwischen den beiden Versuchsjahren erkennbar.

ABBILDUNG 3 ISOTHERMEN UND MITTLERE SEETEMPERATUR



----- = Isothermen mit 2,5 °C Abstand
 ----- = mittlere Seetemperatur von 0 bis 13 Meter

1.2.2. Biotische Faktoren

1.2.2.1. Die Chlorophyllkonzentration

Wie schon bei der Sonnenscheindauer bzw. Bewölkungsgrad und bei der Seetemperatur, so zeigen sich auch beim Verlauf der Chlorophyllkonzentrationen starke Unterschiede zwischen den beiden Versuchsjahren. Diese betreffen allerdings weniger die Höhe der Maxima, sondern ihre Lage. So wird das Maximum im Jahr 1974 erst im Juli erreicht und liegt damit um vier Wochen hinter dem Maximum von 1973 zurück (Abb. 4). Dies ist wiederum auf den schlechten Verlauf des Frühjahrs 1974 zurückzuführen.

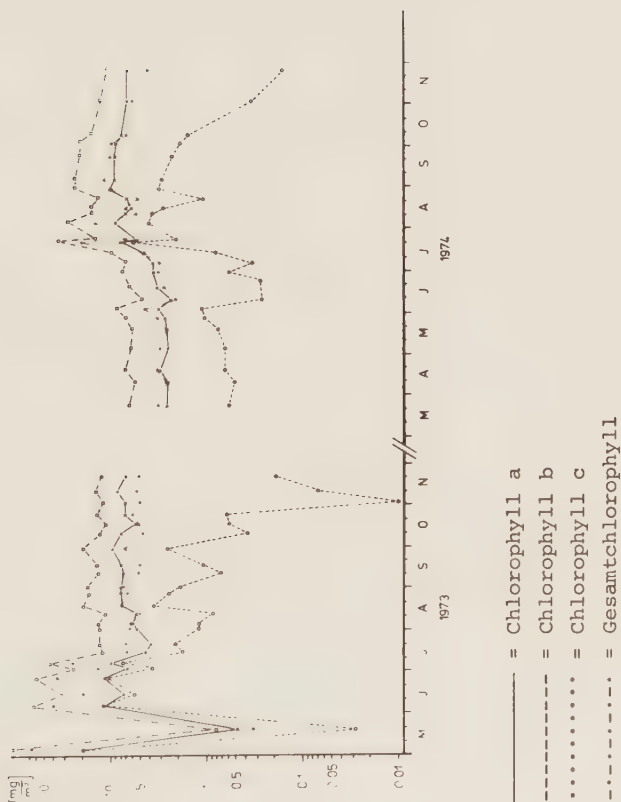
Weiterhin ist zu erkennen, daß sowohl 1973 als auch 1974 ein Wechsel der Chlorophyllzusammensetzung stattfindet. Chlorophyll a nimmt im Lauf des Sommers ab, Chlorophyll b zu. Dies spiegelt wahrscheinlich eine Sukzession des Phytoplanktons wider, das im Laufe des Jahres von Diatomeen und Blaualgen nach Grünalgen wechselt, vgl. Abb. 4 (HALLEGRAEFF, 1977).

1.2.2.2. Das Zooplankton

1.2.2.2.1. Der Jahreszyklus der Daphnien

Alle untersuchten Zooplankter zeigten einen ausgeprägten Jahreszyklus. Zumindest bei den Daphnien betrifft dieser Zyklus nicht nur die Populationsdichte, sondern auch Größe, Eirate, Natalität und Mortalität. Die Schwankungen waren 1973 und 1974 im Prinzip gleich, wenn auch,

ABBILDUNG 4 CHLOROPHYLLGEHALT DES SEEWASSERS IN EINER MISCH-
PROBE VON 0 BIS 13 METR

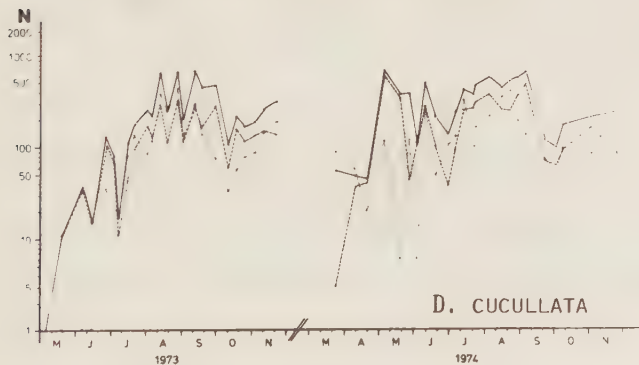
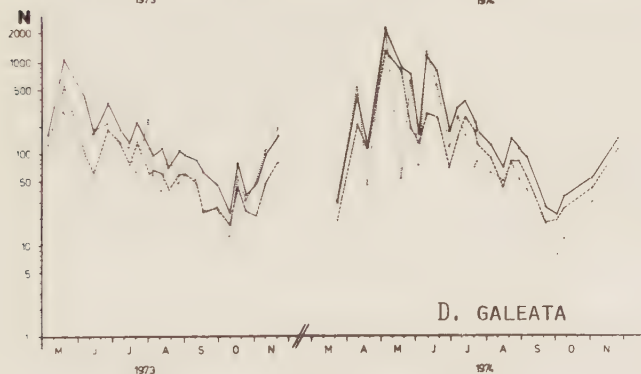
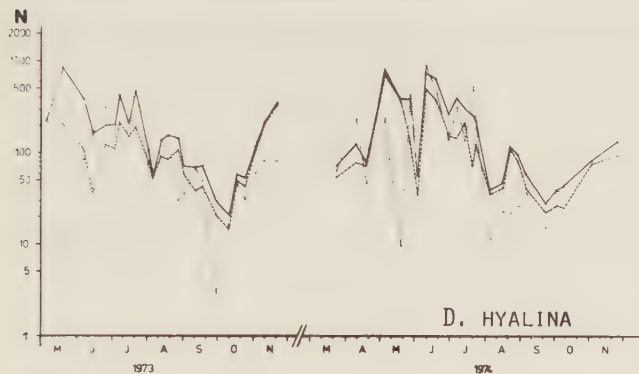


wegen des bereits erwähnten schlechten Frühjahrs 1974, zeitlich verschoben. In Abb. 5 ist der Jahresgang der Populationsdichten dargestellt.

Es ist dabei festzustellen, daß *Daphnia hyalina* und *Daphnia galeata* fast synchrone Änderungen durchführen, während *Daphnia cucullata* sich offensichtlich anders verhält. Dies zeigen auch die Korrelationskoeffizienten der Individuendichten untereinander. Sie sind mit $r = 0,84$ ($p < 0,001$) für die Korrelation von *Daphnia hyalina* mit *Daphnia galeata* hochsignifikant, während zwischen *Daphnia galeata* und *Daphnia cucullata* mit $r = 0,21$ ($0,1 < p < 0,05$) zwischen *Daphnia hyalina* und *Daphnia cucullata* mit $r = 0,02$ ($0,5 < p < 0,6$) keine signifikante Korrelation nachzuweisen ist. Die Korrelation zwischen den Abundanz von *Daphnia hyalina* mit *Daphnia cucullata* ist mit $p < 0,001$ hochsignifikant größer als die zwischen *Daphnia galeata* und *Daphnia cucullata*. Ebenso ist die Korrelation zwischen den Abundanz von *Daphnia galeata* mit der von *Daphnia cucullata* mit $p < 0,001$ hochsignifikant größer als die zwischen *Daphnia hyalina* und *Daphnia cucullata*. Dasselbe gilt dann selbstverständlich auch für die Unterschiede in den Korrelationen zwischen *Daphnia hyalina* mit *Daphnia cucullata* und *Daphnia hyalina* mit *Daphnia galeata*.

Bei keiner Art trat ein wesentlicher Anteil miktischer Tiere auf. 1973 habe ich bei vier, 1974 bei zwei

ABBILDUNG 5 ABUNDANZEN DER DAPHNIEN



—— = Gesamtpopulation; ---- = Juvenile
 = Eier; N = Anzahl pro 100 Liter

Probenentnahmen ♂♂ oder ehippientragende ♀♀ gefunden:

24.10.73	<i>Daphnia cucullata</i>	♂♂ 0,25% der Gesamtpopulation
2.11.73	<i>Daphnia hyalina</i>	ehippientragende ♀♀ 9,1 % der Adulten
	<i>Daphnia cucullata</i>	ehippientragende ♀♀ 1,75 % der Adulten
10.11.71	<i>Daphnia hyalina</i>	♂♂ 2,2% der Gesamtpopulation
	<i>Daphnia cucullata</i>	ehippientragende ♀♀ 0,9 % der Adulten
21.11.73	<i>Daphnia hyalina</i>	♂♂ 0,6% der Gesamtpopulation ehippientragende ♀♀ 4,8 % der Adulten
8.5.74	<i>Daphnia hyalina</i>	♂♂ 0,24 % der Gesamtpopulation
15.11.74	<i>Daphnia hyalina</i>	♂♂ 4,25 % der Gesamtpopulation
	<i>Daphnia galeata</i>	♂♂ 2,7 % der Gesamtpopulation
	<i>Daphnia cucullata</i>	♂♂ 0,8 % der Gesamtpopulation ehippientragende ♀♀ 0,46 % der Adulten

Eine Beeinträchtigung populationsdynamischer Daten durch Dauereibildung ist deshalb im allgemeinen unwahrscheinlich und bestenfalls für die Frühjahrspopulationen vorstellbar.

Die Maxima der Individuendichten lagen für *Daphnia hyalina* bei 1080, für *Daphnia galeata* bei 2400 und für *Daphnia cucullata* bei 690 jeweils pro 100 Liter. Die Minima lagen für alle drei Arten bei jeweils 10 - 40

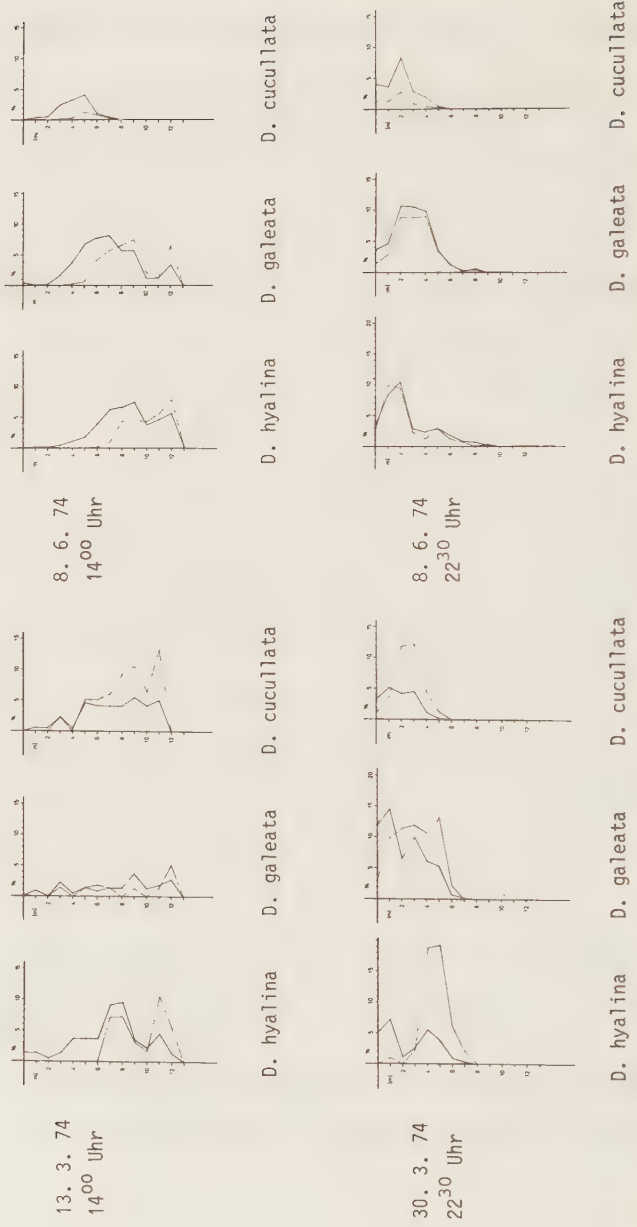
Individuen pro 100 Liter. Trotz der großen Unterschiede der Maxima sind die Mittelwerte über die beiden Untersuchungsjahre mit 220 für *Daphnia hyalina*, 270 für *Daphnia galeata* und 280 für *Daphnia cucullata* praktisch identisch.

Während *Daphnia cucullata* 1973 nur ein Populationsmaximum erreicht hat, findet man 1974 je eines im Frühjahr und im Spätsommer von gleicher Höhe, wobei das im Frühjahr mit dem der beiden anderen Daphnienarten zusammenfällt.

1.2.2.2.2. Die Vertikalverteilung der Daphnien

Die Vertikalverteilung der Daphnien unterliegt sowohl einer tageszeitlichen als auch einer jahreszeitlichen Schwankung. Abb. 6 zeigt die Vertikalverteilung für die drei untersuchten Daphnienarten im Frühjahr und Sommer jeweils tags und nachts. Wie eine Auswertung der einzelnen Größenklassen ergab, zeigt sich auch eine deutliche Schichtung nach steigender Größe. Große und damit ältere Tiere halten sich in größeren Tiefen auf als kleinere und damit jüngere. Dies traf für alle drei Arten zu. Weiterhin zeigte sich, daß die Tiefenverteilung der Größenklassen sehr konstant war, d.h., daß die mittlere Tiefe einer bestimmten Größenklasse einer Art zur selben Tageszeit aber zu verschiedenen Jahreszeiten nur geringe, meist statistisch nicht sicherbare Schwankungen durchmacht. Allerdings wird die Untergrenze durch Sauerstoffmangel im Verlauf des Sommers nach oben verschoben, so daß die

ABBILDUNG 6 VERTIKALVERTEILUNG DER DAPHNIEN ZU VERSCHIEDENEN TAGES- UND JAHRESZEITEN



Ordinate= Tiefe in Metern; Abszisse= Prozent, bezogen auf die Gesamtzahl der Daphnien an diesem Tag.
 — = Verteilung der Tiere; - - - - - = Verteilung der Eier und Embryonen

Kurve der Größenzunahme nicht mehr weitgehend linear verläuft, sondern nach unten zunehmend abflacht.

1.2.2.2.3. Die übrigen Zooplankter

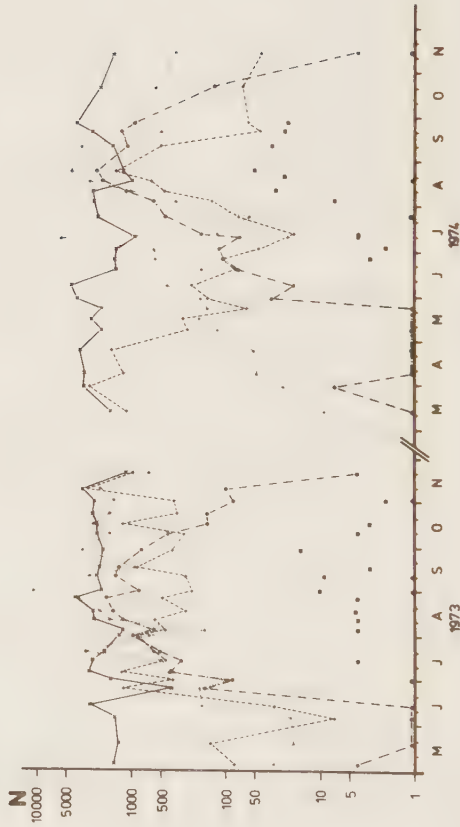
Wie schon erwähnt zeigen auch die übrigen Zooplankter mehr oder weniger starke, zum Teil sehr ausgeprägte Jahreszyklen. Da ich auf sie in dieser Arbeit nicht näher eingehe, sollen die Verläufe der Abundanzen nur der Vollständigkeit halber dargestellt (Abb. 7) und nur kurz diskutiert werden.

Die Copepoden zeigen im Gegensatz zu den Cladoceren eine etwa gleichmäßige Häufigkeitsverteilung über das ganze Jahr.

Auffallend ist die bimodale Verteilung von *Bosmina*, die im Jahr 1974 ausgeprägt, 1973 andeutungsweise vorhanden ist. Auch *Ceriodaphnia* zeigt 1974 eine zweigipflige Häufigkeitskurve. Interessant ist hier 1974 der über mehr als vier Monate dauernde exponentielle Anstieg der Individuenzahl (in der Abb. 7 wegen der logarithmischen Darstellung linear).

Die Daphnien (Abb. 5) stellen einen wichtigen Anteil des Crustaceenplanktons dar. Im Frühjahr repräsentieren sie etwa die Hälfte, im Sommer 10 % und im Herbst etwa ein Viertel der Gesamtzahl. Im Jahresdurchschnitt sind vom Frühjahr bis Spätherbst 15 % des Gesamtcrustaceenplanktons und 25 % der Cladoceren Daphnien.

ABILDUNG 7 ABUNDANZEN DER HÄUFIGEREN ZOOPLANKTER MIT
AUSNAHME DER DAPHNIEN



N = Anzahl pro 100 Liter

— = Copepoden und Copepodite

- - - = Bosmina

..... = Ceriodaphnia

- · - · - = Diaphanosoma

□ = Chaoborus

■ = Leptodora

2. Die Dispersionsdynamik der Fische

2.1. Material und Methode

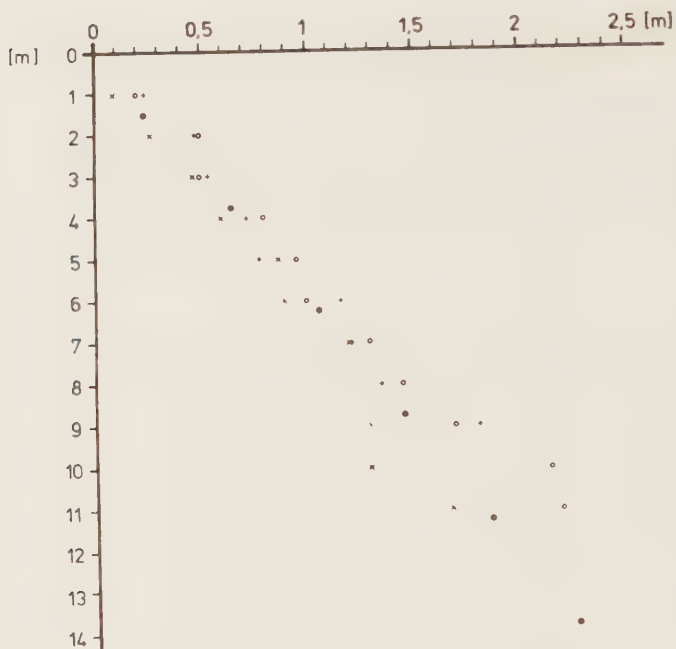
2.1.1. Das Echolot

Die Abundanz und Verteilung der Fische wurde mit einem Echolot Typ LAZ 17 von ELAC (Kiel) mit dem Transceiver LVG 12 R und dem Lotschwinger LSE 131 bestimmt. Die Frequenz des Lotstrahls betrug 30 kHz. Der Schwinger war in einem Schwimmkörper aus glasfaserverstärktem Kunststoff eingebaut, der mit Polyurethanhartschaum ausgeschäumt war.

2.1.2. Bestimmung der Richtcharakteristik des Echographen

Der Lotstrahl von Echoloten hat gewöhnlich kegel- bis tonnenförmige Gestalt (SCHRÖDER, 1964). Der von mir verwendete keramische Schallwandler zeichnete sich durch starke Bündelung und das Fehlen von Streufeldern aus. Die Messung der Richtcharakteristik erfolgt mit Testfischen von 9,5 bis 22,5 cm Größe und 9 bis 138 g Gewicht, die an einer dünnen Perlon schnur befestigt waren. An diesen wurde der Schallwandler mit der gleichen Geschwindigkeit vorbeigezogen, mit der auch die Meßfahrten durchgeführt wurden. Durch Variation der seitlichen und vertikalen Abstände zwischen Schallwandler und Fisch wurde jeweils die Erfassungsgrenze bestimmt. Die Meßwerte und die für die Auswertung benutzten Werte sind in Abb. 8 dargestellt.

ABBILDUNG 8 ERFASSUNGSBEREICH DES ECHOGRAPHEN



Abszisse: Entfernung eines Objekts von der Mitte des
Schallwandlers, bei der gerade noch ein Echo
registriert wurde

Ordinate: Tiefe des Objektes

x = Fischgröße 9,5 cm

+ = Fischgröße 18,2 cm

o = Fischgröße 22,5 cm

● = In den Berechnungen benutzte Werte

2.1.3. Durchführungen der Messungen

Die Meßfahrten führten mit wenigen Ausnahmen auf dem in der Abb. 1 angegebenen Kurs durch die beiden Hauptbecken des Sees. Die Fahrtgeschwindigkeit betrug ca. 25cm/sec. Messungen wurden hauptsächlich im Sommer und Herbst 1974 durchgeführt.

2.1.4. Die Auswertungen der Echogramme

Die Echogramme habe ich in Streifen eingeteilt, die jeweils eine 2,5 m dicke Wasserschicht umfassen. Zur Unterscheidung von Ufer- und Freiwasserbereichen habe ich Seeflächen mit weniger als 7,5 m Wassertiefe als Litoral, solche mit mehr als 7,5 m Wassertiefe als Pelagial bezeichnet.

Der Anteil des so definierten Pelagials an der gesamten Seefläche beträgt etwa 42 %, der Anteil am gesamten Seevolumen etwa 69 %. Das Pelagial ist damit mit Sicherheit kleiner angegeben als es tatsächlich ist. Es ist damit allerdings gewährleistet, daß wirklich nur der Freiwasserraum erfaßt wird, worauf es in diesem Fall besonders ankommt. Die Flächen dieser Schichten auf dem Echogramm habe ich mit einem Planimeter ausgemessen und die Anzahl der Fischechos in diesen Flächen ausgezählt. Man kann dann die Fischdichte in einer bestimmten Tiefenschicht nach folgender Formel schätzen:

$$FD = \frac{FE \times EL \times ED}{EF \times SL \times SD \times B}$$

Dabei bedeutet:

FD= Fischdichte in Fische pro m^3 in einer bestimmten Schicht

EL= Echogrammlänge von Ufer zu Ufer in Metern

SL= Seelänge im durchloteten Bereich in Metern

EF= Fläche einer Tiefenschicht im Echogramm in m^2

SD= Tiefenschichtdicke im See in Metern

ED= Tiefenschichtdicke im Echogramm in Metern

B = mittlere Breite des Lotstrahls in einer Tiefenschicht
in Metern

FE= gezählte Fischechos

Die Anzahlen der Fische in bestimmten Tiefenschichten erhält man daraus durch Multiplizieren der Fischdichten mit den Volumina der entsprechenden Tiefenschichten. Diese habe ich aus der Isobathenkarte des Sees (HOFMANN und LOUIS, 1968) errechnet.

Die Gesamtfischzahl im See erhält man durch Aufsummieren der Fischzahlen der verschiedenen Tiefenschichten.

Neben den Fahrten auf dem in Abbildung 1 eingezeichneten Kurs habe ich auch mehrere Fahrten quer dazu durchgeführt. Es ergaben sich daraus keine Anhaltspunkte, daß die Fischverteilung in Querrichtung anders ist als in Längsrichtung. Die Fahrten auf dem Kurs in Längsrichtung können also als repräsentativ angesehen werden.

2.2 Ergebnisse

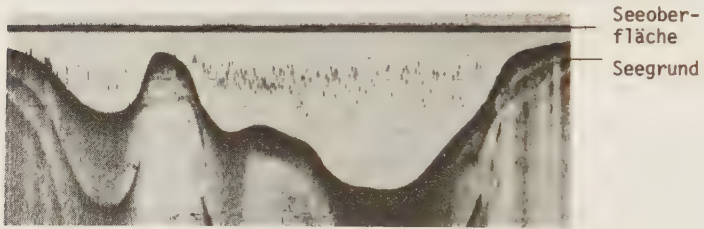
2.2.1. Die tageszeitliche Verteilung der Fische

Die Auswertung der Echogramme zeigt eine ausgeprägte vertikale Schichtung der Fische im Pelagial (Abb. 9). Vergleicht man die Verteilungen tagsüber und in der Nacht, so fällt zunächst auf, daß nachts in den oberen Wasserschichten wesentlich höhere Fischzahlen zu finden sind als tagsüber. Das könnte zunächst den Eindruck erwecken, daß die Fische eine tagesperiodische Vertikalwanderung entsprechend der des Zooplanktons durchführen. Es könnte aber auch sein, daß die Zunahme der Fischdichte auf eine Einwanderung von Fischen aus dem Litoral zurückzuführen ist. Hier können sie wegen des dichten Pflanzenbestandes nämlich nicht mit dem Echolot erfaßt werden.

Ist die erste Annahme richtig, so müßte in der Nacht die Fischdichte in den tieferen Wasserschichten zugunsten der höheren abnehmen. Für den Fall, daß die zweite Annahme stimmt, muß die Fischdichte in den tieferen Seeregionen gleich bleiben und nur in den oberen Schichten ansteigen. Für diesen Fall müßte auch auf bestimmten Echogrammen eine Ansammlung von Fischen im Uferbereich zu finden sein, wenn sie mit der Einwanderung ins Pelagial oder der Auswanderung aus dem Pelagial beginnen.

Abb. 10 zeigt die Dichteverteilung im Pelagial in Abhängigkeit der Tageszeit. Es ist deutlich zu erkennen, daß die Fischdichte unterhalb von 7,5 m keine signifikanten

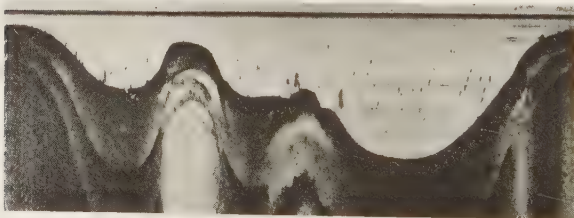
ABBILDUNG 9 TAGESZEITLICHE VERTEILUNG DER FISCHE IM
KLOSTERSEE IM SOMMER



Verteilung in der Nacht (1. 17 Uhr)



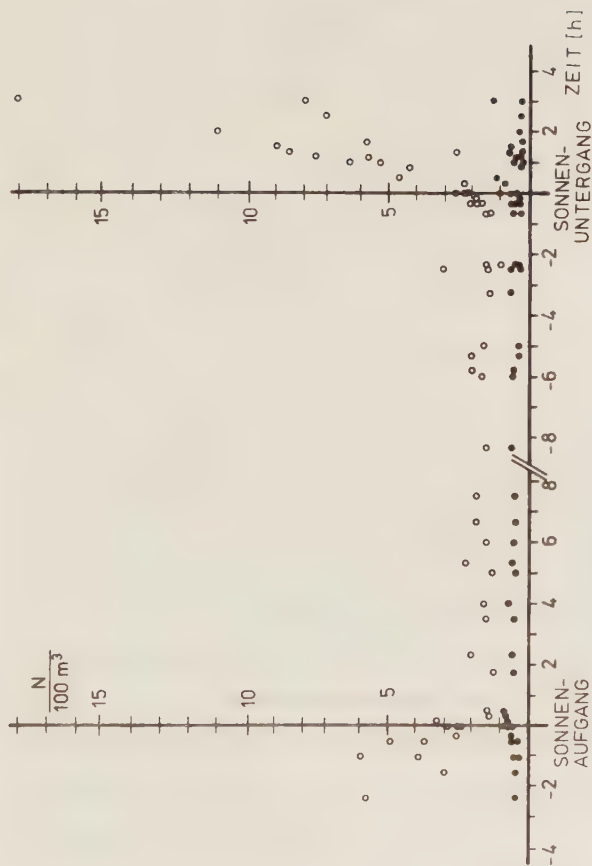
Abwanderung der Fische in der Morgendämmerung (3. 59 Uhr)



Verteilung tagsüber (10. 43 Uhr)

Die horizontalen Linien markieren 2,5 m dicke Tiefenschichten

ABBILDUNG 10 TAGESVERLAUF DER FISCHDICHTEN IM PELAGIAL



o = Fischdichte oberhalb 7,5 m; ● = Fischdichte unterhalb 7,5 m

Schwankungen aufweist, während in Wasserschichten oberhalb von 7,5 m große Unterschiede zu finden sind: hier nimmt die Fischdichte nach Sonnenuntergang sehr schnell auf das bis zu 10-fache zu und geht unmittelbar vor Sonnenaufgang wieder auf den ursprünglichen Wert zurück.

Vergleicht man die mittlere Fischdichte in den oberen Seeschichten bei Tag und in der Nacht, so zeigt sich ein signifikanter Unterschied. Tagsüber, definiert als Zeiten mit einer Beleuchtungsstärke von mehr als 10 Lux, beträgt die Fischdichte im Mittel 1,86 pro 100 m³ mit einer Standardabweichung von 0,58 und einer Stichprobenzahl von 26. Nachts, bei Beleuchtungsstärken von gleich oder kleiner 10 Lux, beträgt die mittlere Fischdichte 6,12 pro 100 m³ mit einer Standardabweichung von 3,6 und einer Stichprobenzahl von 22. Der Unterschied ist mit $p < 0,001$ hochsignifikant. Bei der Fischdichte in Tiefen unterhalb von 7,5 m bestätigt sich der subjektive Eindruck. Mit einer mittleren Fischdichte von 0,55 pro 100 m³ ($s = 0,15$, $N = 26$) tagsüber und 0,52 ($s = 0,28$, $N = 22$) nachts ist kein signifikanter Unterschied nachzuweisen.

Es muß also angenommen werden, daß die Dichteänderungen in den oberen 7,5 m durch Einwandern von Fischen aus dem Litoral zustandekommen. Diese Annahme wird auch durch entsprechende Echogramme gestützt, die kurz nach Einbruch der Dunkelheit und in der Morgendämmerung eine große Fischansammlung im ufernahen Pelagial zeigen (Abb. 9).

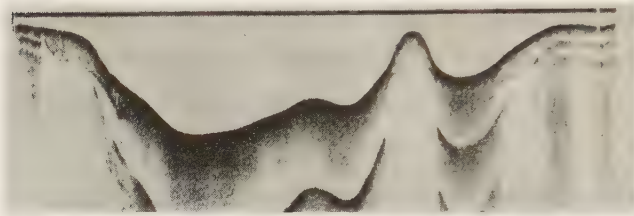
2.2.2. Die Jahresperiodik der Fischverteilung

Eine Jahresperiodik der Fischaktivität ist mit meinen Untersuchungen nicht direkt nachweisbar. Dafür ist die Zahl der Messungen zu gering. Es zeigt sich jedoch, daß im November die Fische ein völlig anderes Verteilungsmuster aufweisen. Es bilden sich große Schwärme, wie ich sie im Sommer nie beobachtet habe. Außerdem findet man einzelne Fische unmittelbar am oder vielleicht auch teilweise im Boden (Abb. 11). Diese Verhaltensänderung ist wahrscheinlich nicht auf niedrige Temperaturen zurückzuführen, da im Frühjahr bei gleichen Temperaturbedingungen (ca. 8° C) das Verhalten der Fische nicht von dem im Sommer zu unterscheiden ist. Der Auslöser für die Verhaltensänderung ist deshalb wahrscheinlich in der kürzeren Tageslänge zu suchen.

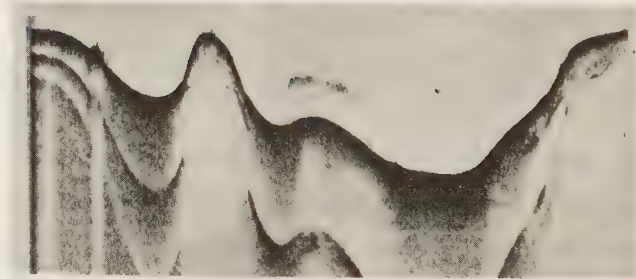
BOHL, (pers. Mitteilung) bestätigt diese Ergebnisse bei Untersuchungen an den Osterseen durch Messungen mit dem Echographen und durch Analyse des Mageninhaltes von Fischen.

Wie grob aus der Größe der Echos und der Schwärzungstiefe zu schließen ist, liegt die weitaus größte Zahl der getesteten Fische im Größenbereich der Testfische. Die Fischgröße beträgt demnach also 10 - 20 cm. Diese Schätzung ist zwar recht grob (CUSHING, 1968), erlaubt jedoch auf jeden Fall den Schluß, daß die registrierten Fische Größenklassen angehören, die Plankton fressen.

ABBILDUNG 11 TAGESZEITLICHE VERTEILUNG DER FISCHE IM
KLOSTERSEE IM WINTER



Verteilung tagsüber



Verteilung in der Nacht

Hier sind vor allem die Fische in Bodennähe zu beachten

Eine Unterscheidung verschiedener Fischarten ist mit dem Echolot nicht möglich. Ein Anhaltspunkt sind jedoch Mitteilungen der Angler und eigene Beobachtungen während der Probenentnahmen und der Echolotungen. Die häufigsten Arten dürften die Rotfedern (*Scardinius erythrophthalmus*) und Rotaugen (*Leuciscus rutilus*) sein. Daneben kommen auch noch Brachsen (*Abramis brama*), Ukelei (*Alburnus alburnus*), Barsch (*Perca fluviatilis*) und Karpfen (*Cyprinus carpio*) vor. Eingesetzt wurden Hecht (*Esox lucidus*) und Zander (*Lucioperca lucioperca*). Am Ufer sind auch Elritzen (*Phoxinus phoxinus*) häufig zu beobachten. Alle diese Arten sind zumindest als Larven und Jungfische, die kleineren davon zeitlebens Planktonfresser.

2.3 Diskussion

Untersuchungen zur Verteilungsdynamik von Fischen sind schon mehrfach durchgeführt worden. SCHÄRFE, (1951) und LAMPERT, (1971) haben dabei entsprechend meinen Ergebnissen extreme tageszeitliche Änderungen der Verteilungen gefunden. SCHÄRFE hat Wanderungen der Kleinen Maränen im Plöner See, LAMPERT von Coregonen im Schluchsee nachgewiesen. Beide haben, wie ich, den Echographen zum Messen der Verteilungsänderungen benutzt und haben eine rapide Änderung des Verteilungsmusters und der Abundanzen in der Morgen- und Abenddämmerung gefunden.

LAMPERT glaubt den Grund für die Unterschiede zwischen der Tag- und Nachtverteilung in einer Vertikalwanderung der Fische zu finden, wobei er annimmt, daß sie tagsüber am Boden sitzen und so der Echolotung entgehen. Allerdings findet er in der Dämmerung eine Anhäufung in Bodennähe in der Tiefe von 15 - 45 m. Da der Schluchsee aber sehr steil in Tiefen bis über 50 Meter abfällt, entspricht dies weitgehend einem Aufenthalt in Ufernähe. Man muß deshalb auch nach den LAMPERTSCHEN Messungen horizontale Wanderung ins Pelagial annehmen.

Da das Auflösungsvermögen des von mir verwendeten Echographen wesentlich über dem Gerät von LAMPERT liegt, kann ich (besonders wenn man bedenkt, daß der Klostersee im Sommer unterhalb von 10 Metern sauerstofffrei ist) ausschließen, daß die Zunahme der Fische in den oberen Wasser-

schichten durch vertikale Einwanderung stattfindet.

KARST, (1968) berichtet über das Verhalten verschiedener Fischarten im Stechlinsee und Krüselinsee. Er hat dabei durch Beobachtungen beim Freitauchen festgestellt, daß sich besonders tagsüber dichte Schwärme in der Ufervegetation bilden, die sich in der Nacht auflösen. Erst in der Morgendämmerung schließen sich z.B. Plötzen wieder zusammen, wobei nach Sonnenaufgang bereits wieder Schwärme auftreten. Ähnliche Beobachtungen gelten auch für die Rotfeder. Die Ukelei lockert beim Übergang zum Fressen die Schwarmformation, wobei solche aufgelockerten Schwärme vorzugsweise abends auftreten und die Fische hier besonders freßlustig sind.

Diese Beobachtungen stimmen sehr gut mit den bereits erwähnten von BOHL, (pers. Mitteilung) und mit den Interpretationen meiner eigenen Echogramme überein.

Der Sinn der Massenwanderungen in der Dämmerung, die immerhin ca. 90 % der Fische in der oberen Seehälfte umfaßt, könnte vielleicht im Wechsel der Abundanzen des Nahrungsangebotes in den oberen Wasserschichten zu suchen sein. Modellhaft kann man sich vorstellen, daß die Fische tagsüber in der Ufervegetation auf Nahrungssuche gehen, wobei sie auf höhere Lichtintensitäten angewiesen sind. In der Abenddämmerung steigt mit der Aufwärtswanderung des Zooplanktons das Futterangebot im Epilimnion des Pelagials, so daß die Fische diese Futterplätze aufsuchen. Durch die Konzentration des Zooplanktons in den oberen Wasserschichten ist die Nahrungsdichte hier in der Nacht größer als zu

anderen Tageszeiten in anderen Tiefenschichten des Sees. Entsprechendes wie in Abb. 6 für die Daphnien gilt auch für andere Zooplankter. In der Morgendämmerung, bei abnehmender Futterdichte, kehren sie dann wieder ans Ufer zurück. Neben dem hohen Nahrungsangebot bietet das obere Pelagial den Vorteil höherer Wassertemperatur, bei der die Fische aktiver sind als bei niederen Temperaturen in größeren Wassertiefen, in denen sich das Zooplankton tagsüber aufhält. In der Morgen- und Abenddämmerung bliebe bei Lichtintensitäten von 5 - 20 Lux ein Zeitraum, in dem auf jeden Fall Futtersuche möglich ist. Es bleibt jedoch zu überprüfen, ob Fische nur in dieser Zeit fressen und vor allem, ob in Zeiten niedrigen Nahrungsangebotes diese relativ kurzen Zeitspannen zur Ernährung ausreichen. Eine andere Möglichkeit wäre jedoch, daß Fische auch bei Lichtintensitäten von unter einem Lux, wie sie bereits kurz nach Sonnenuntergang schon in geringen Wassertiefen anzutreffen sind, noch genügend sehen.

JACOBS, (1967) fand in Laboruntersuchungen mit Guppies noch Fischfraß bei 0 und 0,3 Lux. Untersuchungen von GIRSA, (1960) zeigen, daß die Mortalität von Daphnien durch *Carassius carassius* bei 0 Lux und 0,0001 Lux noch immer 40 % von der bei 100 Lux beträgt. Bei *Leucaspis delineatus* sinkt dagegen die Freßrate auf 5 %. Offensichtlich gibt es zwischen den verschiedenen Arten also große Unterschiede im Dämmerungssehen. HOBSON, (1965) zeigte, daß es bei Küstenfischen im Golf von Californien ausge-

prägte Unterschiede in der Tag - Nacht - Aktivität gibt. Er stellte fest, daß besonders die herbivoren Fische tagaktiv waren, während die räuberischen Arten überwiegend in der Nacht fraßen. Nach den Beobachtungen HOBSONS reicht jedoch schon Mondlicht aus, damit die normalerweise tagaktiven Arten genügend Helligkeit zur Nahrungssuche erhalten. Es scheint also, als ob schon geringe Beleuchtungsstärken bei Fischen für das Sehen ausreichen. Andernfalls müßte man nichtoptische Beuteerkennung annehmen. Dies wäre beispielsweise durch die Druckschwankungen denkbar, die die Daphnien durch den Antennenschlag beim Schwimmen erzeugen. Die Antennenschlagfrequenz liegt allerdings mit 2 - 3 Hertz (JACOBS, 1967) knapp unterhalb des Frequenzbereichs von 5 - 25 Hertz, den Fische mit dem Seitenlinienorgan feststellen können (NIKOLSKY, 1963). Berücksichtigt man jedoch, daß die Schlagfrequenz der Thoracopoden beim Filtrieren wesentlich über der Antennenschlagfrequenz liegt, so ist eine Ortung der Daphnien mit dem Seitenlinienorgan zumindest vorstellbar.

C BERECHNUNGEN ZUR POPULATIONSDYNAMIK DER DAPHNIEN

1. Methode

1.1. Definitionen

Tierzahl (N)	genauer: Populationsdichte; Tiere pro 100 Liter Wasser
Eizahl (E)	genauer: Eidichte; Eier und Embryonen pro 100 Liter Wasser
Wachstumsrate (r)	$dN/(N dt)$; infinitesimale Änderungsrate der Tierzahl zwischen zwei Stichprobennahmen
Wachstumsrate der Eier (r_E)	$dE/(E dt)$; infinitesimale Änderungsrate der Eizahl zwischen zwei Stichprobennahmen
finite birth rate (B)	Geburten pro Tier und Tag
instantaneous birth rate (b); im weiteren als Geburts- rate bezeichnet	$dN/(N dt)$; infinitesimale Geburtsrate; der Anteil an der Wachstumsrate (r), der durch Ge- burten hervorgerufen wird
Sterberate (m)	$dN/(N dt)$; infinitesimale Ster- berate; der Anteil an der Wachstumsrate (r), der durch Todesfälle hervorgerufen wird Es gilt: $r = b - m$
Entwicklungsdauer (D)	Zeitintervall zwischen zwei Häutungen adulter Tiere. Diese Zeitdauer ist praktisch identisch mit der Entwicklungsdauer der Embryonen.

Alle Zeitangaben erfolgen in Tagen.

1.2. Wachstumsrate

Mit Hilfe der Tierzahl (N), der Eizahl (E) und der Entwicklungsdauer (D) kann die Populationsdynamik der Daphnien untersucht werden. Unter der Annahme eines exponentiellen Wachstums, das zumindest zeitweise gegeben ist, kann die Wachstumsrate (r) mit folgender Formel berechnet werden, wobei angenommen wird, daß die Wachstumsrate im Intervall $[t_0, t_1]$ konstant bleibt. N_0 und N_1 sind Populationsdichteschätzungen zu den Zeiten t_0 und t_1 .

$$r = \frac{\ln (N_{t_1}) - \ln (N_{t_0})}{(t_1 - t_0)} \quad (2)$$

1.3. Geburtsrate und Sterberate

Für die Berechnung der Geburts- und Sterberate findet man in der Literatur mehrere Formeln. Eine Zusammenfassung und einen Vergleich bringt EDMONDSON, (1971).

In den letzten Jahren gab es mehrere Modifikationen der Methode von EDMONDSON (CASWELL, 1972; PALOHEIMO, 1974).

Ich habe in Anlehnung an die Methoden von EDMONDSON, (1968) und CASWELL, (1972) eine neue Formel entwickelt und zur Berechnung der Geburts- und Sterberaten benutzt. Wie ich später zeigen werde, ist sie eine Verallgemeinerung der Berechnungsmethoden von EDMONDSON, CASWELL und PALOHEIMO. Die Ableitung meiner Methode ist im folgenden beschrieben.

1.3.1. Iterationsverfahren zur Schätzung der Geburts- und Sterberate

Unter der Voraussetzung einer Gleichverteilung des Ei- bzw. Embryonalalters kann aus der Eizahl, der Entwicklungsdauer und der Tierzahl die infinitesimale Geburtsrate (b) berechnet werden.

EDMONDSON, (1968) hat dazu seine bekannten Formeln abgeleitet:

$$B = \frac{E}{N D} \quad (3)$$

(vgl. Abb. 12 a).

oder für $F = \frac{1}{D}$:

$$B = \frac{E}{N} F \quad (4)$$

Aus B kann nach EDMONDSON die infinitesimale Wachstumsrate nach der folgenden Formel errechnet werden:

$$b = \ln (B + 1) \quad (5)$$

CASWELL, (1972) weist allerdings darauf hin, daß diese Formeln nur für den Spezialfall gelten, daß die Mortalitätsrate (m) gleich Null ist. Wenn m größer als Null ist, was für natürliche Populationen in der Regel zutrifft, so tritt ein Fehler auf, der etwa proportional dem natürlichen Logarithmus von mB ist.

CASWELL leitet eine korrigierte Formel nach LESLIE, (1948)

ab, die diesen Fehler vermeidet:

$$b = \frac{r B}{(e^r - 1)} \quad (6)$$

Sowohl die Formeln von EDMONDSON als auch die von CASWELL gelten nur unter der erwähnten Voraussetzung einer gleichmäßigen Verteilung der Eialter. Durch Veränderung der Eizahl ändert sich jedoch unter bestimmten, später diskutierten Umständen die Altersstruktur der Eipopulation und damit die Geburtsrate, da die mittlere Entwicklungsdauer nicht gleich, meist größer als D ist.

EDMONDSON, (1968) gibt dazu eine Formel von LEIGH an, die eine Korrektur von D entsprechend der Wachstumsrate ermöglicht.

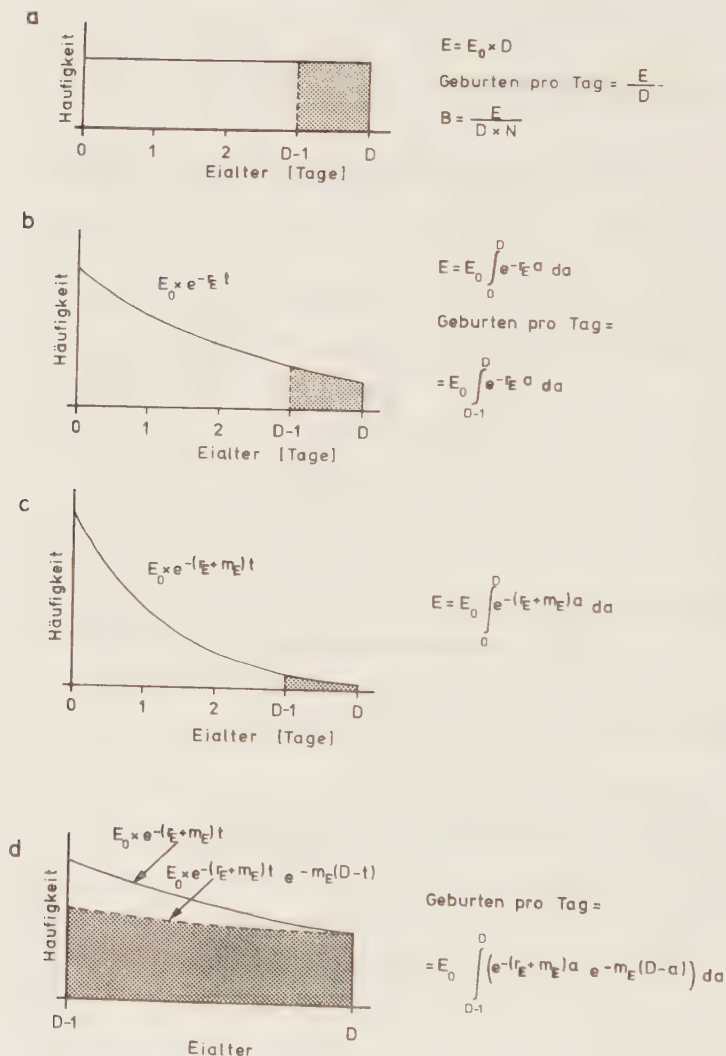
LEIGH geht davon aus, daß durch eine Zunahme der Eizahl mit der Rate r_E keine gleichmäßige Altersverteilung der Eier mehr vorliegt, sondern eine Verteilung durch eine Exponentialfunktion der Form $e^{-r_E a}$ beschrieben werden kann (vergl. Abb. 12b).

Die Gesamtzahl der Eier und Embryonen ist dann:

$$E = E_0 \int_0^D e^{-r_E a} da \quad (7)$$

(vgl. Abb. 12 b).

ABBILDUNG 12 BEZIEHUNGEN ZWISCHEN EIZAHL, ENTWICKLUNGSDAUER UND GEBURTSRATE



Die gerasterte Fläche entspricht der Eizahl, die innerhalb des nächsten Tages als Junge schlüpft. Weitere Erläuterungen im Text.

Diese Verteilung gilt allerdings nur für den Fall, daß keine Eisterblichkeit auftritt.

Der Anteil der Jungen, die innerhalb eines Tages aus einer solchen Eipopulation mit der Wachstumsrate r_E schlüpft ist demnach

$$F = \frac{\int_0^D 1 \cdot e^{-r_E a} da}{\int_0^D e^{-r_E a} da} \quad (8)$$

Tritt zusätzlich noch eine Eiersterblichkeit auf, so ändert sich dieser Anteil. Für den Fall, daß die Eiersterblichkeit durch die Mortalität der Eiträger verursacht wird, ist die Eisterblichkeit (m_E) gleich der Tiersterblichkeit (m). Die Wachstumsrate r_E setzt sich dann zusammen aus der Produktionsrate an Eiern (p_E), der Sterberate (m_E) und der Schlüpftrate (s_E).

$$r_E = p_E - m_E - s_E \quad (9)$$

Für den Fall, daß die Eier unabhängig von ihrem Alter sterben, hat m_E keinen Einfluß auf die Altersstruktur. Hier ist nur die Differenz $p_E - s_E$ ausschlaggebend. Für den Fall:

$$p_E = s_E \quad \text{bleibt die Altersstruktur konstant.}$$

Für alle anderen Fälle erhält man eine Altershäufigkeitsverteilung der Form:

$$e^{-(p_E - s_E) \cdot a} \quad (10)$$

$$\text{oder da} \quad p_E - s_E = r_E + m_E \quad (11)$$

$$e = (r_E + m_E) \cdot a \quad (12)$$

p_E und s_E sind nicht direkt meßbar. r_E und m_E sind jedoch aus der Eizahl und der Sterberate der Tiere schätzbar. Deshalb habe ich den Ausdruck $(r_E + m_E)$ benutzt. Die Gesamtzahl der Eier und Embryonen beträgt dann (Abb. 12 c).

$$E = E_0 \int_0^D e^{-(r_E + m_E) a} da \quad (13)$$

$$= \frac{E_0}{-(r + m)} \cdot e^{-(r_E + m_E) D} - 1 \quad (14)$$

Die Anzahl der Jungen, die aus einer solchen Eipopulation pro Tag schlüpfen könnten, beträgt dann:

$$E_0 \cdot \int_{D-1}^D e^{-(r_E + m_E) a} da \quad (15)$$

Da jedoch diese Jungen nicht gleichzeitig schlüpfen, sondern entsprechend ihres Alters auf den Tag verteilt,

muß man berücksichtigen, daß auch während dieser Zeit Eier sterben und zwar mit der gleichen Rate m_E , aber um so mehr, je länger noch Zeit bis zum Schlüpfen benötigt wird. Die Anzahl der geschlüpften Jungen ist deshalb (Abb. 12 d):

$$E_0 \int_{D-1}^D e^{-(r_E + m_E) a} \cdot e^{-m_E (D-a)} da \quad (16)$$

$$= \frac{E_0}{-r_E \cdot e^{m_E D}} \cdot \left[e^{-r_E D} - e^{-r_E (D-1)} \right] \quad (17)$$

Der Anteil der pro Tag geschlüpften Jungen an der Gesamtpopulation der Eier beträgt demnach:

$$F = \frac{\int_{D-1}^D e^{-(r_E + m_E) a} \cdot e^{-m_E (D-a)} da}{\int_0^D e^{-(r_E + m_E) a} da} \quad (18)$$

$$= \frac{1 - e^{r_E}}{r_E} \cdot \frac{r_E + m_E}{1 - e^{(r_E + m_E) D}} \quad (19)$$

Diese Formel geht bei der Annahme von $m = 0$ in die Formel von LEIGH und bei der Annahme von $m = r = 0$ in die Formel von EDMONDSON über. Das möchte ich mit folgenden Überlegungen zeigen:

Setzt man $m_E = 0$, so gilt:

$$F = \frac{1 - e^{r_E}}{r_E} \cdot \frac{r_E}{1 - e^{r_E D}} \quad (20)$$

Durch Umformen erhält man daraus:

$$F = \frac{1 - e^{r_E D}}{1 - e^{r_E D}} = \frac{e^{-rD} - e^{-r(D-1)}}{e^{-rD} - 1} \quad (21)$$

Diese Formel ist mit der von LEIGH identisch.

Setzt man weiterhin

$$a = \frac{1 - e^{r_E}}{r_E} \quad (22)$$

und

$$b = \frac{r_E + m_E}{1 - e^{(r_E + m_E) D}} \quad (23)$$

so ist $F = a b$.

Für $r \rightarrow 0 \Rightarrow a \rightarrow -1$.

Für $(r+m) \rightarrow 0 \Rightarrow b \rightarrow -\frac{1}{D}$.

Für $r = m = 0 \Rightarrow F = \frac{1}{D}$.

Damit entspricht F der Formel von EDMONDSON.

Wie ich in folgendem zeigen will, ist auch die Formel von PALOHEIMO ein Spezialfall meiner Berechnungsmethode.

Ersetzt man F in Formel (4) durch den Ausdruck für F in Formel (19) und B in Formel (6) durch den Ausdruck für B in Formel (4), so erhält man:

$$b = \frac{E (1 - e^{r_E}) (r_E + m_E) r}{N (1 - e^{(r_E + m_E) D}) (e^r - 1) r_E} \quad (24)$$

Unter der Annahme, daß die Wachstumsrate der Eier (r_E)

gleich der Wachstumsrate der Tiere (r) ist, vereinfacht sich diese Formel zu:

$$b = \frac{E (r + m)}{N (e^{(r + m) D} - 1)} \quad (25)$$

$(r + m)$ kann man weiterhin durch b ersetzen, da definitionsgemäß $r = b - m$ gilt. Man erhält dann:

$$b = \frac{E b}{N (e^{bD} - 1)} \quad (26)$$

Daraus folgt durch Umformen:

$$\frac{E}{N} = e^{bD} - 1 \quad (27)$$

und schließlich:

$$b = \ln \left(\frac{E}{N} + 1 \right) / D \quad (28)$$

Diese Gleichung ist mit der von PALOHEIMO, (1974) identisch.

Überlegungen, wie ich sie für die Altersstruktur von Eiern und Embryonen, beziehungsweise für die Geburtsrate angestellt habe, gelten auch für verschiedene Häutungs- und Altersstadien.

In dieser Arbeit betrachte ich nur zwei verschiedene Stadien, nämlich geschlüpfte Tiere einerseits und Eier und

Embryonen andererseits, da bei mehreren Stichproben die Stichprobengröße für weitergehende Berechnungen nicht ausreicht.

Die Durchführung der Berechnung von Geburts- und Sterberate erfolgt dann nach folgendem Schema:

1. Die Sterberate ist zunächst unbekannt und wird mit $m = 0$ geschätzt.
2. Berechnung von F
3. Berechnung von $B = \frac{E F}{N}$
4. Berechnung von $b = \frac{r B}{e^r - 1}$
5. Berechnung von $m = b - r$

Dieser neue Schätzwert für m kann als Ausgangsschätzung für F im zweiten Berechnungsschritt benutzt werden. Durch einfache Iteration nähern sich die Werte für b und m von zwei Seiten schnell einem Grenzwert. In der Regel sind etwa 10 bis 20 Iterationen für eine Genauigkeit von $\pm 0,1 \%$ ausreichend. Es können jedoch auch mehrere Hundert nötig sein.

1.3.2. Bestimmung der Entwicklungsdauer

Zur Bestimmung der Entwicklungsdauer (D) habe ich aus eigenen Daten und Daten von HALL, (1964) und SCHMELZER, (1975) eine Kennlinie mit Hilfe logarithmischer Polynomialregression (BOTTRELL, 1975) berechnet, die einen Korrelationskoeffizienten von $r = 0,99$ ($p < 0,0001$) aufweist. Die Regressionsgleichung lautet:

$$D = \exp (-1,732 + 14,297 \ln T - 16,28 \ln T^2 + 8,998 \ln T^3 - 2,262 \ln T^4 + 0,259 \ln T^5) \quad (29)$$

(T = Temperatur in °C).

Die Wahl eines Polynoms 5. Grades ist mehr oder weniger willkürlich, erlaubt aber eine sehr genaue Annäherung an die Meßwerte.

Mit dieser Gleichung und der gemessenen räumlich - zeitlichen Verteilung von Temperatur und Eiern wurde für jeden Versuchstag eine mittlere Entwicklungsdauer berechnet.

Der Berechnungsgang war wie folgt:

- a) Bestimmung der vertikalen Eiverteilung am Tag und in der Nacht. Nicht nach Tiefenstufen ausgezählte Proben wurden zwischen zeitlich davor und dahinter liegenden Verteilungen linear interpoliert.
- b) Es wurde angenommen, daß sowohl eine stabile Tag- als auch Nachtverteilung der Eier existiert.
- c) Um die Vertikalwanderung der Tiere und damit der

Eier zu berücksichtigen, wurden diese Verteilungen gleitend durch Interpolation ineinander übergeführt, wobei die Verteilungen in halbstündigen Abständen neu interpoliert wurden. Die Aufwärtswanderung habe ich von drei Stunden vor bis zwei Stunden nach Sonnenuntergang und die Abwärtswanderung von zwei Stunden vor bis zwei Stunden nach Sonnenaufgang festgelegt. Diese Zeiten entsprechen gut den natürlichen Bedingungen (SIEBECK, 1960).

Abbildung 13 zeigt ein Schema der angenommenen Wanderung. Im folgenden Beispiel zeige ich die Interpolation der Verteilungen.

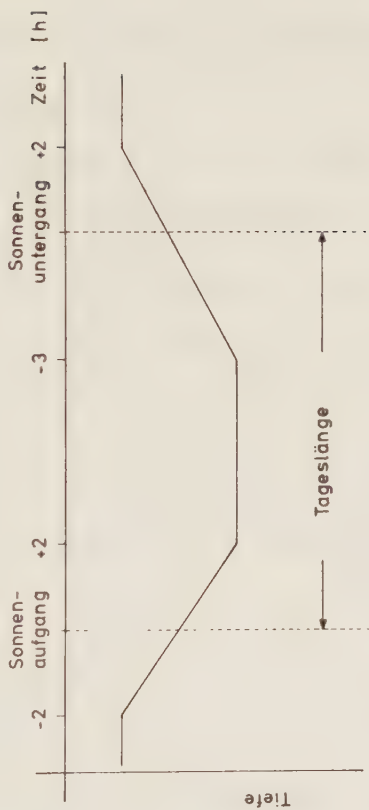
Annahme: die Aufwärtswanderung dauert fünf Stunden.

Tiefe (m)	Tagesverteilung der Eier (%)	Nachtverteilung der Eier (%)
0	0	20
1	0	20
2	10	40
3	20	10
4	20	10
5	40	0
6	10	0

Durch lineare Interpolation erhält man eine Stunde nach Beginn der Aufwärtswanderung (= 2 Stunden vor Sonnenuntergang) folgende Verteilung der Eier

Tiefe (m)	Anteil der Eier (%)
0	4
1	4
2	16
3	18
4	18
5	32
6	8

ABBILDUNG 13 SCHEMA DER VERTIKALWANDERUNG, WIE ES FÜR DIE BERECHNUNG DER ENTWICKLUNGSDAUER VERWENDET WURDE



Daten nach SIEBECK, (1960a).

Für jede Verteilung kann man eine mittlere Entwicklungsdauer entsprechend der Temperatur- und Eiverteilung berechnen, die nach der Häufigkeitsverteilung gewichtet ist:

$$D_{\text{Vert}} = \frac{1}{100} \sum_0^{13} p_{\text{Tiefe}} D_{\text{Tiefe}} \quad (30)$$

Dabei sind p_{Tiefe} und D_{Tiefe} die prozentualen Häufigkeiten der Eier und ihre Entwicklungsgeschwindigkeit in einer bestimmten Tiefe. Durch Aufsummieren aller 13 Meterstufen und Division durch 100 erhält man eine gewichtete mittlere Entwicklungsdauer.

Für die Interpolation in halbstündigen Abständen erhält man so für die Auf- und Abwanderung zusammen 18 Verteilungen und 18 Werte D_{Vert} .

Die mittlere Entwicklungsdauer für einen Tag erhält man aus dem Mittelwert aller Verteilungen, die entsprechend der Aufenthaltsdauer in einer bestimmten Schichtung gewichtet werden:

$$D = (2(D_{\text{Tag}} (\text{Tageslänge} - 5) + D_{\text{Nacht}} (24 - \text{Tageslänge} - 4)) + D_{\text{Vert } 1} + \dots + D_{\text{Vert } 18}) : 48 \quad (31)$$

Die Tag- und Nachtwerte müssen jeweils mit zwei multipliziert werden, weil die restlichen Verteilungen halbstündlich berechnet wurden.

Durch diese Berechnungsmethode werden sowohl unterschied-

liche Verteilungsmuster, als auch Unterschiede durch verschiedene Tageslängen berücksichtigt (ein Rechenprogramm ist im Anhang beigelegt).

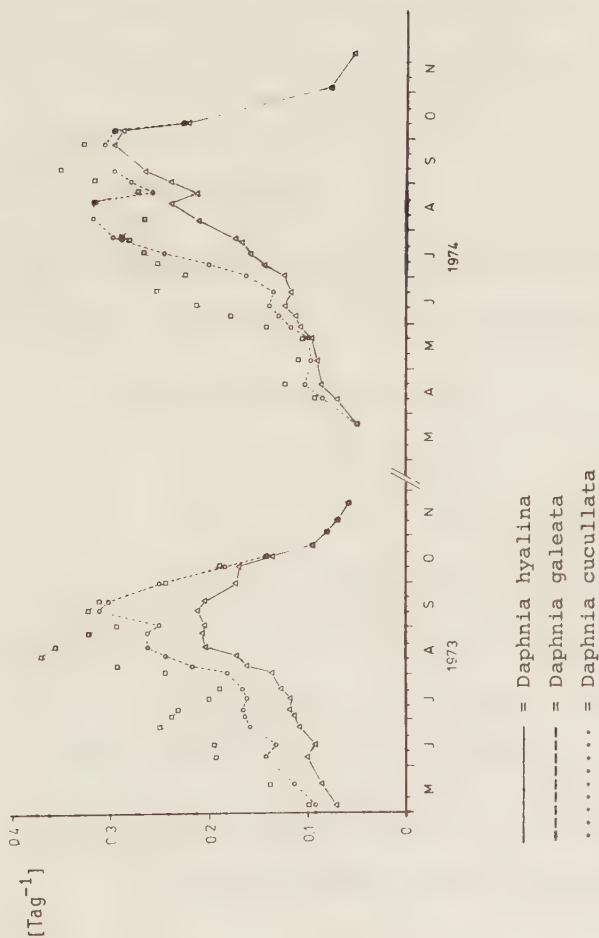
Da sich im Intervall zwischen zwei Probennahmen die Temperatur- und Schichtungsverhältnisse ändern, habe ich für die Berechnungen der Geburtsraten nach der Eizahl gewichtete Mittelwerte der so berechneten Entwicklungsdauer verwendet.

2. Ergebnisse und Diskussion

2.1. Die Entwicklungsdauer der Daphnien

Als Folge der vertikal inhomogenen Verteilung der Tiere sind auch die Eier der Tiere nicht gleichmäßig im Wasserkörper verteilt. Daraus resultiert eine unterschiedliche mittlere Entwicklungsdauer der Eier der drei untersuchten Daphnienarten. Durch die Verschiebung der Sprungschicht im Laufe des Sommers (vgl. Abb. 3) und infolge der sich ändernden Tageslänge und der damit verbundenen Änderung der Vertikalwanderung treten starke Unterschiede zwischen den drei Arten auf. In Abb. 14 sind die Werte für die Entwicklungsgeschwindigkeit ($1/D$) für die Daphnien angegeben, die auf die in C 1.3.2. beschriebene Weise errechnet wurden. Es geht dabei deutlich hervor, daß im Laufe des Sommers die jeweils kleinen Arten gegenüber den jeweils größeren einen zunehmenden Vorteil aufgrund schnellerer Entwicklung haben. *Daphnia cucullata* ist dabei bis zu ca. 2mal schneller als *Daphnia hyalina* und bis zu ca. 1,4mal schneller als *Daphnia galeata*, während diese wiederum bis zu 1,55mal schneller ist als *Daphnia hyalina*. Die Unterschiede sind im August am größten und wegen der weitgehenden Homothermie im Frühjahr und Spätherbst nur sehr klein bzw. nicht vorhanden. Ob die unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeit einen Einfluß auf die verschiedene Populationsdynamik der drei Daphnienarten hat und wie groß der Einfluß auf

ABBILDUNG 14 ENTWICKLUNGSGESCHWINDIGKEIT DER DREI DAPHNIENARTEN



die Geburtsraten ist, werde ich bei der Analyse der Ursachen für die Variabilität der Geburtsraten klären.

2.2. Die Wachstumsraten

Die Wachstumsrate aller drei Arten zeigt entsprechend den Schwankungen der Populationsdichte große Fluktuationen (Abb. 15). Die größten Wachstumsraten findet man im Frühjahr. Die mittlere Wachstumsrate ist für keine Art von Null zu unterscheiden, d.h. die Arten befinden sich in einem echten Gleichgewicht ohne Tendenz zur Extinktion einer Art (vgl. Tab. 1). Die Mittelwerte wurden zwar, wie auch die der Geburts- und Sterberaten, nur aus Sommerdaten gewonnen, da aber im Winter Wachstums-, Geburts- und Sterberaten nahezu Null sind, erhält man zumindest bei den Wachstumsraten, die ja im Mittel Null sind, keinen Fehler.

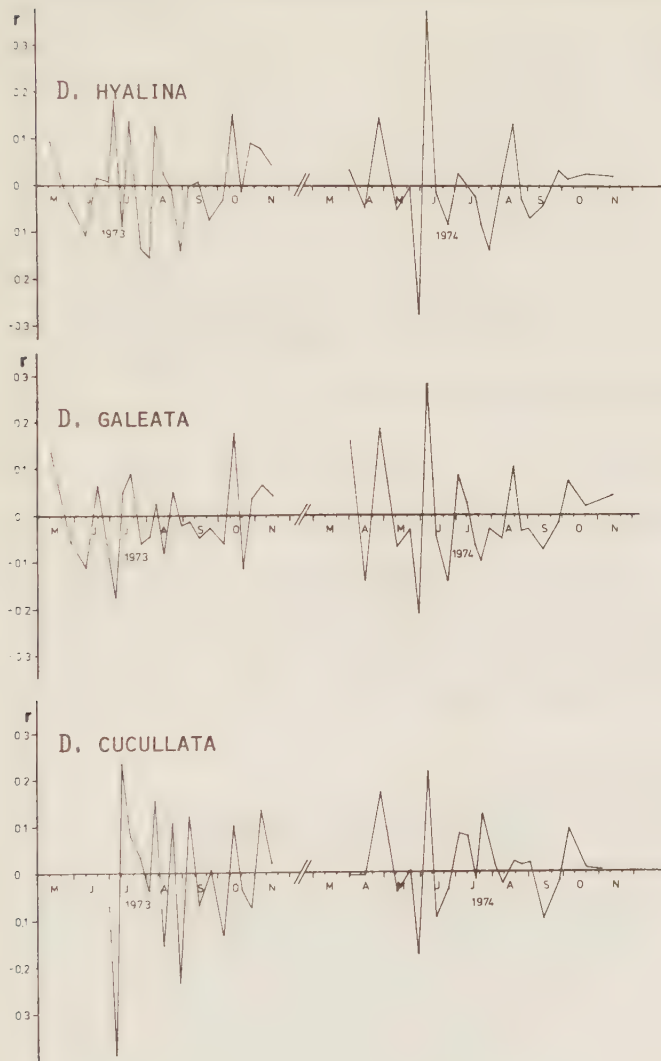
Tab. 1 Mittelwerte der Wachstumsraten (r)

	$\bar{r}$	s_r	N
D. hyalina	0,0021	0,1069	46
D. galeata	-0,0049	0,1008	46
D. cucullata	0,0031	0,1183	42

$\bar{r}$ = Mittelwert, s_r = Standardabweichung von r , N = Stichprobenzahl.

Die Fluktuationen der Wachstumsraten, gemessen als Standardabweichung, zeigen bei den drei Arten keine nachweisbaren Unterschiede. Prüft man, wie bei den Abundanzen, die Korrelation der Wachstumsraten der Arten untereinander, so erhält man das folgende Ergebnis (Tab. 2).

ABBILDUNG 15 WACHSTUMSRATEN DER DREI DAPHNIENARTEN



Tab. 2 Korrelationskoeffizienten der Wachstumsraten

	r_g	r_c
r_h	0,6762	0,2852
r_g		0,6596

r_h , r_b und r_c = Wachstumsraten von *Daphnia hyalina*,
Daphnia galeata und *Daphnia cucullata*.

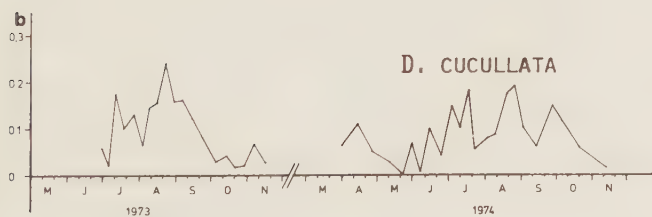
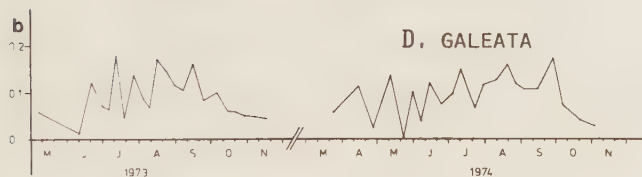
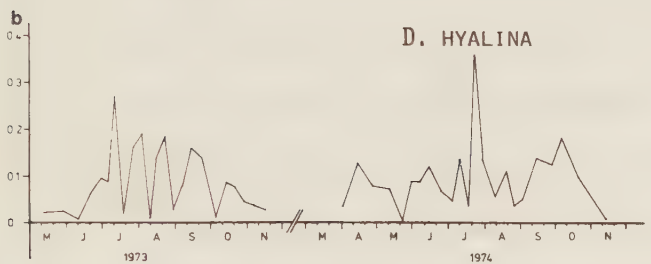
Es ist wieder der gleiche Trend wie bei den Abundanzen zu erkennen: *Daphnia hyalina* und *Daphnia galeata* sind einander ähnlicher als *Daphnia hyalina* und *Daphnia cucullata*.

Da sich die Wachstumsrate aus der Geburts- und Sterberate zusammensetzt, habe ich diese beiden Raten näher untersucht, um Hinweise auf die Ursachen der Populationschwankungen zu erhalten. Insbesondere möchte ich klären, ob die Geburts- oder die Sterberate das Populationsgeschehen entscheidend bestimmt.

2.3. Die Geburtsraten

Die Geburtsraten zeigen den erwarteten Gang (Abb. 16): geringe Geburtsraten im Frühjahr und Herbst, große, allerdings auch mit großen Fluktuationen, im Sommer. Bei *Daphnia hyalina* und *Daphnia cucullata* treten deutliche Maxima im Jahresverlauf der Geburtsrate auf. Sie liegen für *Daphnia cucullata* in beiden Jahren im August, für *Daphnia hyalina* jeweils im Juli, allerdings 1973 in der ersten, 1974 in der dritten Dekade.

ABBILDUNG 16 GEBURTSRATEN DER DREI DAPHNIENARTEN



Bei *Daphnia galeata* ist kein ausgeprägtes Maximum erkennbar. Die höchsten Geburtsraten findet man bei *Daphnia hyalina*. Erstaunlicherweise zeigt *Daphnia cucullata* größere maximale Geburtsraten als *Daphnia galeata*. Die Ursachen dafür möchte ich in einem späteren Abschnitt untersuchen. Bei *Daphnia hyalina* zeigt sich zudem eine ausgeprägte Periodik der Geburtsrate, die 1973 eine große Ähnlichkeit mit dem Verlauf der Eirate (E/N) (vgl. Abb.18) zeigt. Die über zwei Jahre ermittelten Geburtsraten sind allerdings bei allen drei Arten praktisch gleich (Tab. 3). Unterschiede zeigen sich nur in den Standardabweichungen. Die von *Daphnia hyalina* ist mit $p < 0,001$ jeweils größer als die von *Daphnia galeata* und *Daphnia cucullata*. Die Standardabweichung von *Daphnia galeata* ist ihrerseits mit $p < 0,001$ größer als die von *Daphnia cucullata*.

Tab. 3 Mittelwerte der Geburtsraten

	$\bar{b}$	s_b	N
D. hyalina	0,0891	0,0718	46
D. galeata	0,0904	0,0453	46
D. cucullata	0,0914	0,0573	42

$\bar{b}$ = Mittelwert, s_p = Standardabweichung von b , N = Stichprobenzahl.

Das ist zunächst verwunderlich, da sich *Daphnia hyalina* im Labor als die reproduktivere Art erweist. Andererseits

hatte sich bei den Entwicklungsgeschwindigkeiten bereits gezeigt, daß die kleineren Arten diesen Nachteil durch schnellere Entwicklung verringern können. Wie sich nun zeigt, offensichtlich mit Erfolg. Klarheit darüber kann jedoch erst die Diskussion der Ursachen für die Schwankung der Geburtsrate bringen.

Wie schon bei den Abundanzen und den Wachstumsraten, möchte ich auch hier die Ähnlichkeit der Fluktuation der Geburtsraten durch Korrelation prüfen (Tab. 4).

Tab. 4 Korrelationen der Geburtsraten

	b_g	b_c
b_h	0,4346	0,2299
b_g		0,6805

b_h , b_g und b_c = Geburtsraten von *Daphnia hyalina*, *Daphnia galeata*, *Daphnia cucullata*.

Es zeigt sich das gleiche Ergebnis wie zuvor: *Daphnia hyalina* und *Daphnia galeata* sind einander ähnlicher als *Daphnia hyalina* und *Daphnia cucullata*. Im Gegensatz zu den Wachstumsraten, bei denen die von *Daphnia galeata* gleich gut mit denen von *Daphnia hyalina* und *Daphnia cucullata* korreliert war, ist die Korrelation der Geburtsraten von *Daphnia galeata* mit *Daphnia cucullata* hochsignifikant größer als die von *Daphnia galeata* mit *Daphnia hyalina*.

2.4 Die Sterberaten

Nach den Ergebnissen bei der Prüfung der Wachstumsraten und Geburtsraten sind die Ergebnisse für die Sterberaten voraussagbar: keine Unterschiede in den Mittelwerten (Tab. 5) und Ähnlichkeiten zwischen *Daphnia hyalina* und *Daphnia galeata* sowie *Daphnia galeata* und *Daphnia cucullata* (Tab. 6)

Tab. 5 Mittelwerte der Sterberaten

	$\bar{m}$	s_m	N
D. hyalina	0,0875	0,1425	46
D. galeata	0,0970	0,1179	46
D. cucullata	0,0928	0,1218	42

$\bar{m}$ = Mittelwert, s_m = Standardabweichung von m , N = Stichprobenzahl.

Tab. 6 Korrelationen der Sterberaten

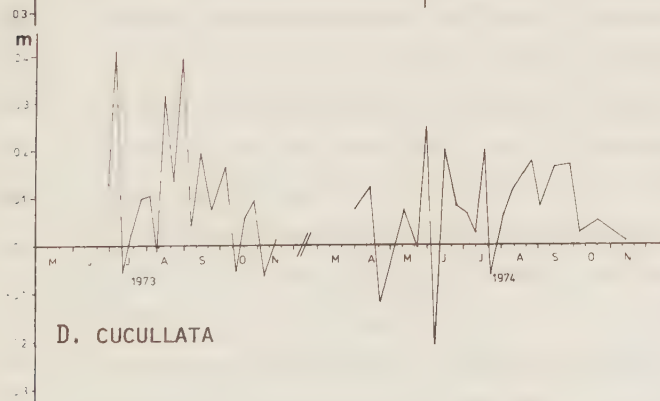
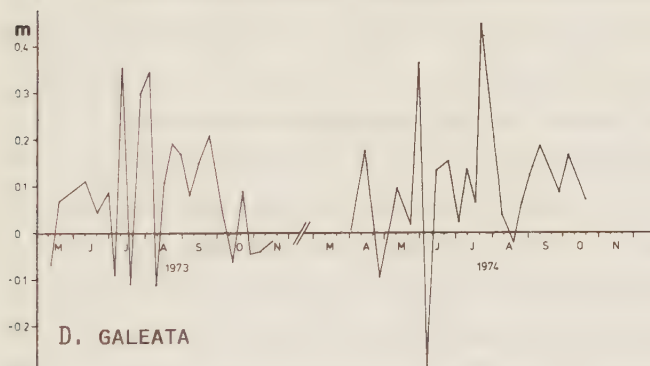
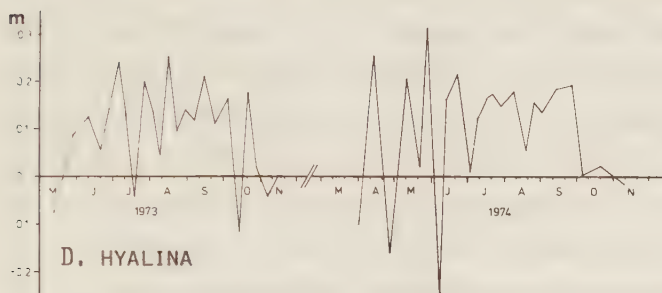
	m_g	m_c
m_h	0,5460	0,0768
m_g		0,6234

m_h , m_g und m_c = Sterberaten von *Daphnia hyalina*, *Daphnia galeata*, *Daphnia cucullata*.

Der Verlauf der Mortalitätsrate von *Daphnia hyalina* und *Daphnia cucullata* ist demnach vollkommen unterschiedlich, während *Daphnia galeata* eine Mittelstellung einnimmt.

Den Jahresgang der Mortalitätsraten zeigt Abbildung 17.

ABBILDUNG 17 STERBERATEN DER DREI DAPHNIENARTEN



Der jahreszeitliche Verlauf der Sterberaten unterliegt großen Schwankungen. Wie bei anderen Untersuchungen (HALL, 1964; TAPPA, 1965; WRIGHT, 1965) treten die maximalen Mortalitätsraten im Sommer auf. Eine ausgesprochen eingipflige Kurve, wie sie HALL für *Daphnia galeata mendotae* im Basin Line Lake oder WRIGHT bei *Daphnia schodleri* im Canon Ferry Reservoir gefunden haben, ist jedoch in keinem Fall zu beobachten. Die Mortalitätskurven entsprechen mehr denen, die TAPPA für *Daphnia galeata mendotae* und *Daphnia catawba* im Aziscoos Lake angegeben hat.

WRIGHT konnte zeigen, daß die Ausbildung des Mortalitätsmaximums mit dem Auftreten von *Leptodora kindtii* im Juni und Juli korreliert war und so *Leptodora* die eingipflige Kurve hätte hervorrufen können. Auch bei HALL erreicht *Leptodora* ihr Abundanzmaximum während der Zeit höchster Daphnienmortalität. Man kann deshalb annehmen, daß auch hier der ausgeprägte Gipfel durch den Einfluß von *Leptodora* hervorgerufen wird.

Im Klostersee tritt *Leptodora* nur sporadisch und in sehr geringen Dichten auf (vgl. Abb. 7). Ein merklicher Einfluß auf die Mortalität der Daphnien kann deshalb ausgeschlossen werden. Möglicherweise ist auch damit zu erklären, daß die Mortalitätskurven im Klostersee denen im Aziscoos Lake ähneln, wie sie von TAPPA gefunden wurden, denn auch dort ist *Leptodora* selten. Eine weitere Erklärung der Schwankungen der Mortalitäts-

rate soll in einem späteren Abschnitt die Analyse der Mortalitätsursachen bringen.

Wie auch bei anderen Untersuchungen (HALL, 1964; COOPER, 1956; TAPPA, 1965; WRIGHT, 1965) treten negative Sterberaten auf. Die Ursachen dafür können in Stichprobenfehlern liegen oder darin, daß die Geburtsrate unterschätzt wurde. Dies wäre beispielsweise dadurch möglich, daß aus Dauereiern Junge schlüpfen. Da jedoch die Zahl der ephippientragenden ♀♀ im Herbst 1973 sehr gering war, könnte dieser Effekt nur bei geringen Populationsdichten eine Rolle spielen, da hier schon wenige Jungtiere einen großen Anteil an der Gesamtpopulation ausmachen. Allerdings ist die Gefahr von Stichprobenfehlern ebenfalls bei geringen Populationsdichten am größten. Da die negativen Sterberaten ausschließlich bei geringen Tierdichten auftreten kann man nicht entscheiden, welcher der beiden Gründe dafür verantwortlich ist. Vermutlich sind es vor allem Stichprobenfehler. Eine weitere Möglichkeit, nämlich Zuwanderung aus anderen Seen, die ebenfalls zur Berechnung negativer Sterberaten führen könnte, kann mit Sicherheit ausgeschlossen werden. Die Seen der Seeoner Seenplatte stehen zwar durch Kanäle miteinander in Verbindung, ihr Wasserspiegel liegt jedoch auf gleicher Höhe, da sie wahrscheinlich aus einem gemeinsamen Ursee entstanden sind (GESSNER, 1953). Die Seen haben keinen Zufluß, sondern werden nur aus Quellen gespeist. In den Verbindungskanälen kann man deshalb während der meisten Zeit des Jahres keinerlei Strömung messen.

Eine andere Fehlerquelle wäre jedoch in einem veränderten Verhalten der ehippiientragenden ♀♀ zu finden. So hat SIEBECK (1960) am Lunzer Obersee Massenansammlungen ehippiientragender ♀♀ von *Daphnia longispina* in Ufernähe beobachtet, während im Pelagial geringere Dichten vorhanden waren. Durch eine derartige "Ufersuche" würde man wegen der nicht repräsentativen Stichprobe in der Seemitte die Zahl der Dauereier vollkommen unterschätzen. Im Seeoner Klostersee dürfte jedoch auch diese Möglichkeit der Fehlschätzung ausgeschlossen sein, denn dann müßte man zumindest zeitweise im Pelagial eine erhebliche Anzahl von ♂♂ finden, die durch Befruchtung der ♀♀ zu einer Dauereibildung führen könnten. Es bleibt somit als wahrscheinlichste Fehlerquelle eine zu geringe Stichprobengröße während der Zeiten geringer Populationsdichten.

2.5. Vergleich der verschiedenen Berechnungsmethoden für die Geburts- und Sterberate

Wie ich in Abschnitt C 1.3.1. gezeigt habe, ist das von mir entwickelte Iterationsverfahren eine Verallgemeinerung der bereits bestehenden Methoden von EDMONDSON, CASWELL und PALOHEIMO. Ich möchte die Unterschiede kurz zusammenfassen und die wesentlichen Effekte dieser Unterschiede diskutieren.

Wie CASWELL, (1972) festgestellt hat, ist die alte Berechnungsweise von EDMONDSON, (1968) für die instantaneous birth rate (b) aus der finite birth rate (B) nur zulässig, wenn die Sterberate (m) gleich Null ist. PALOHEIMO, (1974) hat bewiesen, daß auch diese modifizierte Formel für den Teil der Berechnung der finite birth rate mathematisch nicht exakt ist. Jedoch auch PALOHEIMOS Berechnungsmethode macht Annahmen, die zu größeren Fehlschätzungen führen können. Ich will zunächst die verschiedenen Voraussetzungen und Randbedingungen der einzelnen Berechnungsmethoden zusammenstellen.

keine Sterberate				
Gleichverteilung des Eialters				
keine Eiersterblichkeit				
konstante Eirate				
gleiche Mortalität von Eiern und Individuen				
konstante Wachstumsrate				
konstante Geburtsrate				
konstante Sterberate				
	neue Methode	PALOHEIMO	CASWELL	EDMONDSON

In Tabelle 7 habe ich für verschiedene Entwicklungsdauern, Eiraten und Verhältnisse der Wachstumsrate der Eier (r_E) und der Tiere (r) die Geburtsraten eingetragen. Die alte Berechnungsmethode von EDMONDSON ist nicht enthalten, da

Tabelle 7 Vergleich der verschiedenen Berechnungsmethoden für die Geburtsrate

D	$\left(\frac{E}{N}\right)$	EDMONDSON + CASWELL	PALOHEIMO	SEITZ für verschiedene Verhältnisse $\left(\frac{E}{I}\right)$			
				0,50	0,75	1,50	2,00
2,5	1	0,361	0,269	0,293	0,281	0,245	0,223
5,0	1	0,181	0,086	0,111	0,097	0,066	0,050
10,0	1	0,090	0,016	0,030	0,022	0,008	0,004
20,0	1	0,0452	0,0007	0,0035	0,0020	0,0001	0,00003
2,5	0,5	0,180	0,314	0,146	0,140	0,123	0,112
5,0	0,5	0,090	0,043	0,055	0,049	0,033	0,025
10,0	0,5	0,045	0,008	0,015	0,011	0,004	0,002
20,0	0,5	0,0226	0,0004	0,0079	0,0008	0,0001	0,00001
2,5	2	0,722	0,537	0,586	0,561	0,490	0,446
5,0	2	0,452	0,365	0,386	0,376	0,344	0,323
10,0	2	0,181	0,031	0,059	0,044	0,016	0,007
20,0	2	0,0903	0,0015	0,0071	0,0033	0,0003	0,00005

Alle Werte für die Geburtsraten wurden unter der Annahme von $r=0,2$ und $m=0,1$ errechnet.

sie nur für Populationen ohne Sterblichkeit gilt. Die Werte gelten nur für $m = 0,1$ und $r = 0,2$.

Wie aus der Tabelle zu entnehmen ist, treten vor allem bei langen Entwicklungsdauern große Fehler auf, die mehrere Größenordnungen erreichen können.

Der Hauptnachteil der Berechnungsmethode von EDMONDSON liegt darin, daß Verschiebungen der Altersstruktur der Eipopulation nicht berücksichtigt werden. Deshalb überschätzt EDMONDSON bei einer wachsenden Eizahl, genauer gesagt dann, wenn mehr Eier produziert als Junge geboren werden, die Geburts- und damit die Sterberaten. Hier wird nämlich die Altersstruktur der Eier in Richtung "jung" verschoben. Bei einer Abnahme der Eizahl dagegen unterschätzt die Formel von EDMONDSON die Geburtsrate, da jetzt überproportional viele Junge schlüpfen. Die Altersstruktur der Embryonen ist in Richtung "alt" verschoben.

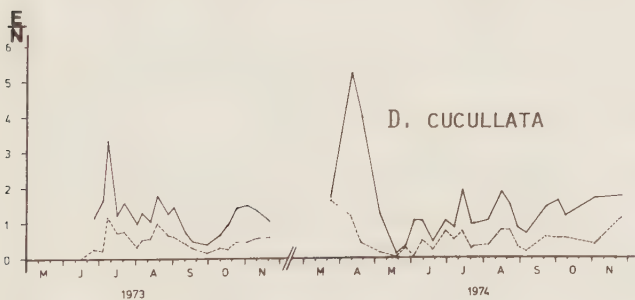
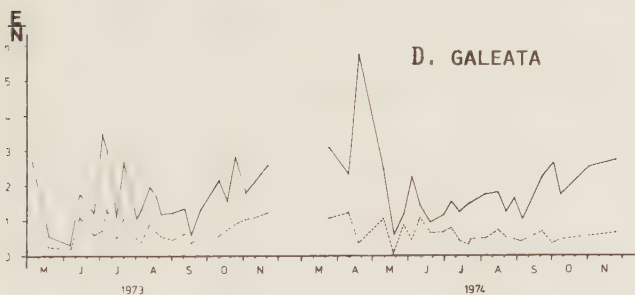
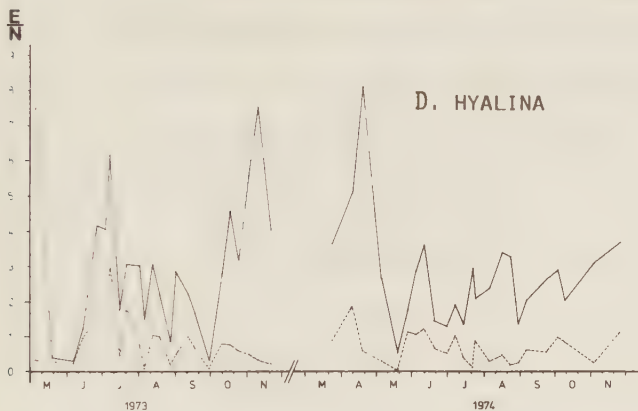
Die Fehlschätzungen der EDMONDSONSCHEN Formel sind um so größer je länger die Entwicklungsdauer und je größer der Betrag von (r) ist. Der Fehler ist unabhängig von der Eirate.

Der Nachteil der Schätzmethode von PALOHEIMO ist in der Annahme gleich großer Wachstumsraten für die Eier und Tiere zu suchen. Ist die Wachstumsrate der Eier (r_E) größer als die der Tiere (r), das heißt, ist $\frac{r_E}{r} > 1$, so über-

schätzt PALOHEIMO die Geburtsrate; bei $\frac{r_E}{r} < 1$ wird sie unterschätzt.

Solche Fehlschätzungen können bei einer plötzlichen Verbesserung oder Verschlechterung der Lebensbedingungen auftreten, wenn bei konstanter Tierzahl die Eizahl pro Tier zu- oder abnimmt, das heißt, wenn sich die Eirate plötzlich ändert. Solche Änderungen der Eirate sind im Frühjahr und Frühsommer wegen der sich rasch ändernden Nahrungs- und Temperaturbedingungen besonders stark (vgl. Abb. 18). Meine Methode erlaubt deshalb gerade unter diesen Bedingungen genauere Schätzungen der tatsächlichen Geburts- und Sterberaten.

ABBILDUNG 18 EIRATEN UND GELEGEGRÖSSEN DER
DREI DAPHNIENARTEN



———— = Eier pro adultes Tier; - - - - - = Eier pro Tier

D KAUSALANALYSE DER POPULATIONSDYNAMIK

1. Wachstumsrate

Um zu klären, ob das Populationsgeschehen mehr durch die Geburts- oder Sterberate bestimmt wird, habe ich jeweils die Wachstums- mit den Geburts- und Sterberaten korreliert. Die Ergebnisse zeigt die Tabelle 8.

Tabelle 8 Korrelationen zwischen Wachstums-,
Geburts- und Sterberaten

a) *Daphnia hyalina*

	b	m
r	- 0,2443	- 0,8727
b		0,6855

b) *Daphnia galeata*

	b	m
r	- 0,2090	- 0,9276
b		0,5493

c) *Daphnia cucullata*

	b	m
r	0,1699	- 0,8592
b		0,3178

Aus dieser Tabelle geht klar hervor, daß die Populationsschwankungen weitgehend durch die Sterberaten hervorgerufen werden. Dies ist auch einleuchtend, denn die Geburtsrate zeigt einen wesentlich gleichmäßigeren Verlauf als die Sterberate. Die Standardabweichungen der Geburtsraten sind mit $p < 0,001$ je-

weils kleiner als die Standardabweichungen der zugehörigen Sterberaten. Daraus folgt ebenfalls, daß r überwiegend durch m beeinflußt wird, denn die Veränderungen von r werden durch b und m hervorgerufen.

Mit Hilfe der Varianz von b und m ist es direkt möglich, anzugeben, welcher Prozentsatz der Varianz von r aus der Varianz von b , m und der gemeinsamen Wirkung von b und m erklärbar ist.

Wenn $r = b + (-m)$ ist, so gilt:

$$s_r^2 = s_b^2 + s_m^2 + 2(-r_{bm})s_b s_m \quad (\text{WRIGHT, 1921})$$

Dabei sind s_r^2 , s_b^2 und s_m^2 jeweils die Varianzen von r , b und m . r_{bm} ist der Korrelationskoeffizient zwischen b und m . Der Ausdruck $2(-r_{bm})s_b s_m$ stellt den Teil der Varianz von r dar, der durch das Zusammenwirken von b und m zustande kommt.

$$\frac{s_b^2}{s_r^2} \times 100 = p_b = \text{prozentualer Anteil der Varianz von } b \text{ an der von } r$$

$$\frac{s_m^2}{s_r^2} \times 100 = p_m = \text{prozentualer Anteil der Varianz von } m \text{ an der von } r$$

$$\frac{-2r_{bm}s_b s_m}{s_r^2} \times 100 = p_{bm} = \text{prozentualer Anteil der Varianz von } r, \text{ der durch das Zusammenwirken von } b \text{ und } m \text{ hervorgerufen wird.}$$

Wenn r_{bm} positiv ist, wird durch eine gemeinsame Wirkung von b und m die Varianz von r verringert. Deshalb liegt die Summe von s_b^2 und s_m^2 in diesen Fällen über 100 %.

In der Tabelle 9 sind die auf b und m entfallenden Varianzanteile zusammengestellt.

Tabelle 9 Varianzanteile von b und m an r

	<i>D. hyalina</i>	<i>D. galeata</i>	<i>D. cucullata</i>
P_b	44,7 %	18,5 %	24,4 %
P_m	177,1 %	135,5 %	103,3 %
P_{bm}	- 121,8 %	- 55,0 %	- 31,7 %

Aus den Tabellen 8 und 9 kann entnommen werden, daß bei *Daphnia hyalina* und *Daphnia galeata* Geburts- und Sterberate stark korreliert sind, so daß zu Zeiten hoher Reproduktivität (im Sommer) das Populationswachstum dieser beiden Arten stark gedämpft ist. Die Tabelle 9 läßt noch weitere Schlüsse zu. Man erkennt, daß die Schwankungen der Mortalitätsrate bei allen drei Arten einen großen Einfluß auf die Wachstumsrate besitzt. Den größten Einfluß besitzt die Mortalitätsrate bei *Daphnia hyalina*, den kleinsten bei *Daphnia cucullata*. Die Schwankungen der Geburtsrate spielen bei *Daphnia hyalina* ebenfalls eine größere Rolle als bei *Daphnia galeata* und bei *Daphnia cucullata*.

Wie sich später herausstellt, ist daran die Schwankung der Gelegegröße schuld, die wegen der größeren Carapaxlänge bei *Daphnia hyalina* große Werte erreichen kann. Bei *Daphnia cucullata* dürfte dagegen die Schwankung der Entwicklungsdauer dafür verantwortlich sein, daß hier der Varianzanteil von b größer ist als bei *Daphnia galeata*.

Aus der letzten Zeile in Tabelle 9 wird noch einmal klar, welchen Einfluß die positive Korrelation von b und m auf die Populationsdynamik besitzt: durch die gemeinsame Varianz von b und m wird die Gesamtvarianz von r verringert (deshalb die negativen Vorzeichen), da wegen der positiven Korrelation von b und m immer dann, wenn durch eine hohe Geburtsrate die Wachstumsrate steigen würde, durch die hohe Sterberate dieser Effekt verringert wird. Entsprechend der unterschiedlich starken Korrelation von b und m bei den drei Arten (vgl. Tabelle 8) ist dieser Einfluß bei *Daphnia hyalina* und *Daphnia galeata* stärker als bei *Daphnia cucullata*. Das ist mit ein Grund dafür, weshalb bei den ersten beiden Arten kein Sommermaximum der Populationsdichte auftritt.

Allerdings muß man bei der Interpretation der Wichtigkeit vorsichtig sein, denn die Sterberaten sind die am relativ unsichersten Größen. Bei ihrer Berechnung spielen insbesondere Stichprobenfehler, die durch die sehr grobe Methode der Stichprobennahme auftreten,

eine große Rolle. Es kommt dabei ja auf die Genauigkeit zweier Größen, nämlich r und b an, wobei r direkt von Stichprobenfehlern beeinflusst wird.

Um nähere Anhaltspunkte über die Ursachen der Populationsfluktuationen zu bekommen, analysiere ich die Ursachen für die Schwankungen der Geburts- und Sterberaten.

2. Geburtsrate

2.1. Einfluß von Eirate und Entwicklungsdauer

Aus Gleichung (24) wird deutlich, daß die Geburtsrate (b) direkt proportional der Eirate ($\frac{E}{N}$) und dem Verhältnis der Wachstumsraten der Tiere und der Eier ($\frac{r}{r_E}$) ist. Die Abhängigkeit von den restlichen Größen ist nicht so einfach abzuleiten.

Ich zerlege deshalb die Gleichung (24) in drei Teile:

$$b = \frac{E}{N} \frac{r}{r_E} \frac{(1 - e^{r_E}) (r_E + m_E)}{(1 - e^{(r_E + m_E)D}) (e^r - 1)} \quad (32)$$

Setzt man, um zu einer einfacheren Annäherung zu kommen, im dritten Glied dieser Gleichung r_E gleich r , was bei Summen zu kleineren Fehlern führt als bei Quotienten, so erhält man:

$$b = \frac{E}{N} \frac{r}{r_E} \frac{(1 - e^r) (r + m)}{(1 - e^{(r + m)D}) (e^r - 1)} \quad (33)$$

Da gilt: $(r + m) = b$, gilt auch:

$$b = \frac{E}{N} \frac{r}{r_E} \frac{-b}{(1 - e^{bD})} \quad (34)$$

Daraus ergibt sich:

$$b = \ln \left(1 + \frac{E r}{N r_E} \right) / D \quad (35)$$

Wendet man diese Formel auf die in Tabelle 7 genannten

Beispiele an, so ist das Ergebnis mit etwa 5 % Abweichung von Formel (24) immer noch doppelt so genau, wie die Ergebnisse nach der Formel von PALOHEIMO. Formulierung (35) hat, wie die von PALOHEIMO, den Vorteil gegenüber Formel (32), daß die Wirkungen verschiedener Größen klarer erkannt werden können. So wird zum Beispiel klar, daß die verschiedenen Entwicklungsgeschwindigkeiten sich unmittelbar auf die Geburtsraten auswirken, denn das Verhältnis der Geburtsraten zweier Arten ist direkt proportional dem Verhältnis der Entwicklungsgeschwindigkeiten. Die Eirate, bzw. das Produkt aus Eirate und dem Quotienten $(\frac{r}{r_E})$ muß vergleichsweise viel größere Schwankungen durchführen, als die Entwicklungsgeschwindigkeit, um die gleiche Wirkung zu zeigen. Allerdings haben Änderungen der Eirate in der Gegend von Null einen wesentlich stärkeren Effekt, als Änderungen bei höheren Werten, da die Abhängigkeit logarithmisch ist.

Ein Beispiel soll dies verdeutlichen:

Annahme: $\frac{r}{r_E} = 1$, $\frac{E}{N}$ steigt von 0,1 auf 0,5; die Geburtsrate steigt auf das 4,3-fache.

$\frac{r}{r_E} = 1$, $\frac{E}{N}$ steigt von 1 auf 5; die Geburtsrate steigt auf das 2,6-fache.

Damit läßt sich zeigen, daß die schnellen Schwankungen der Geburtsrate vor allem auf die zeitweise extrem ge-

ringen Eiraten zurückzuführen sind, während der allgemeine Anstieg der Geburtsrate im Sommer vor allem auf die schnellere Entwicklungsgeschwindigkeit zurückzuführen ist (vgl. Abb. 14).

Eine Übersicht über die Mittelwerte der Eiraten und der Entwicklungsgeschwindigkeiten im Versuchszeitraum geben die Tabellen 10 und 11.

Tabelle 10 Mittelwerte und Standardabweichungen
der Eiraten

	$\frac{E}{N}$	s	N
<i>D. hyalina</i>	0,7715	0,6271	46
<i>D. galeata</i>	0,6634	0,2948	46
<i>D. cucullata</i>	0,4713	0,3424	44

Tabelle 11 Mittelwerte und Standardabweichung
der Entwicklungsgeschwindigkeiten

	$\frac{1}{D}$	s	N
<i>D. hyalina</i>	0,151	0,063	46
<i>D. galeata</i>	0,190	0,083	46
<i>D. cucullata</i>	0,229	0,092	44

Die Unterschiede zwischen den drei Arten sind, mit Ausnahme der Eiraten bei *Daphnia hyalina* und *Daphnia galeata*, sowohl bei den Eiraten, als auch bei den

Entwicklungsgeschwindigkeiten mit $p < 0,005$ signifikant. Setzt man in Formel (35) die Größe $(\frac{r}{r_E})$ im Mittel gleich eins, so erhält man folgende mittlere Geburtsraten:

Daphnia hyalina 0,086, *Daphnia galeata* 0,096, *Daphnia cucullata* 0,088. Diese Werte entsprechen ziemlich genau den aus den einzelnen Geburtsraten bestimmten mittleren Geburtsraten (vgl. Tab. 3). Damit ist nochmals bewiesen, daß aufgrund der unterschiedlichen Entwicklungsgeschwindigkeit die unterschiedliche Gelegegröße der drei Daphnienarten im Klostersee vollständig ausgeglichen wird.

Diese Analyse zeigt aber auch, daß sowohl die Eirate, als auch die Entwicklungsgeschwindigkeit einen wichtigen Einfluß auf die Geburtsrate ausüben.

Die Ursache für die Variabilität der Entwicklungsgeschwindigkeit ist klar. Hier spielen die Seetemperatur und die unterschiedliche Einschichtung eine Rolle. Anders ist es bei der Eirate. Durch welche Komponenten sie beeinflußt wird, will ich im folgenden Abschnitt klären.

2.2. Ursachen der Fluktuationen der Eirate

Die Eirate (vgl. Abb. 18) wird von zwei Größen beeinflußt, der Zahl der Eiträger in der Gesamtpopulation, also von der Altersstruktur und von der Zahl der Eier pro Eiträger:

$$\frac{E}{N} = \frac{E}{A} \frac{A}{N}$$

Dabei ist $(\frac{E}{A})$ die Zahl der Eier pro adultes Tier und

$\left(\frac{A}{N}\right)$ der Anteil der Adulten an der Gesamtpopulation.
Bei multiplikativer Wirkung zweier Größen ist ihr Einfluß nicht unmittelbar aus ihrer Varianz abzuleiten.
Durch Logarithmieren kann die Zusammensetzung der Varianz von $\left(\frac{E}{N}\right)$ dagegen leichter erfaßt werden.

$$\ln \left(\frac{E}{N}\right) = \ln \left(\frac{E}{N}\right) + \ln \left(\frac{A}{N}\right)$$

Ich will der Einfachheit halber diese Gleichung wie folgt schreiben:

$$A = B + C$$

Dann gilt:

$$s_A^2 = s_B^2 + s_C^2 + 2r_{BC}s_Bs_C$$

Man kann, wie bei der Wachstumsrate, die Anteile der einzelnen Glieder an der Varianz von A bestimmen. In der Tabelle 12 sind diese Anteile zusammengestellt.

Tabelle 12 Prozentuale Varianzanteile von $\ln\left(\frac{E}{N}\right)$

	<i>D. hyalina</i>	<i>D. galeata</i>	<i>D. cucullata</i>
$P_{\ln\left(\frac{E}{A}\right)}$	66,4	109,3	62,5
$P_{\ln\left(\frac{A}{N}\right)}$	77,4	107,5	68,1
$P_{\ln\left(\frac{A}{N}\right)\ln\left(\frac{E}{A}\right)}$	-43,8	-114,8	-30,6

Es zeigt sich, daß der Einfluß der Altersstruktur bei *Daphnia hyalina* und *Daphnia cucullata* jeweils größer ist, als der Einfluß der Gelegegröße. Bei *Daphnia galeata* ist kein deutlicher Unterschied feststellbar.

Wegen der negativen Korrelation zwischen $\ln(\frac{A}{N})$ und $\ln(\frac{E}{A})$ ist die Varianz von $\ln(\frac{E}{N})$ kleiner, als sie ohne Korrelation oder gar bei positiver Korrelation wäre.

Eine einfache Abschätzung der Wirkungen ist auch über die Korrelation der einzelnen Parameter möglich. Ich möchte dabei, ebenso wie schon früher bei der Wachstums-, Geburts- und Sterberate, nicht prüfen, ob eine Korrelation besteht, sondern prüfen, wie groß die Ähnlichkeit zweier Kurvenverläufe ist. In Tabelle 13 sind die Korrelationskoeffizienten der Eirate ($\frac{E}{N}$) mit der Eirate der Adulten ($\frac{E}{A}$) und dem Anteil der Adulten an der Gesamtpopulation ($\frac{A}{N}$) angegeben.

Tabelle 13 Korrelationskoeffizienten der Eirate mit der mittleren Gelegegröße und dem Anteil der Adulten

a) *Daphnia hyalina*

	$\frac{E}{A}$	$\frac{A}{N}$
$\frac{E}{N}$	0,2823	0,5823
$\frac{E}{A}$		- 0,3750

b) *Daphnia galeata*

	$\frac{E}{A}$	$\frac{A}{N}$
$\frac{E}{N}$	0,3183	0,3246
$\frac{E}{A}$		- 0,5193

c) *Daphnia cucullata*

	$\frac{E}{A}$	$\frac{A}{N}$
$\frac{E}{N}$	0,384	0,4932
$\frac{E}{A}$		- 0,3109

$\frac{E}{N}$ = Eirate; $\frac{E}{A}$ = mittlere Gelegegröße; $\frac{A}{N}$ = Anteil der Adulten an der Gesamtpopulation.

Wie aus den Tabellen 12 und 13 übereinstimmend zu entnehmen ist, folgt bei *Daphnia hyalina* und *Daphnia cucullata* der Verlauf der Eirate mehr dem der Altersstruktur, bei *Daphnia galeata* mehr dem der mittleren Gelegegröße. Die Unterschiede der Korrelationskoeffizienten innerhalb einer Art sind jeweils hochsignifikant ($p < 0,001$). Außerdem kann man feststellen, daß bei allen drei Arten sowohl die Altersstruktur als auch die Eirate der Adulten einen wichtigen Beitrag zur Variabilität der Eirate der gesamten Population liefert. Beide Faktoren müssen daher näher untersucht werden. Die Analyse der Altersstruktur möchte ich in einem späteren Abschnitt im Zusammenhang mit der Mortalität durchführen. Im folgenden Kapitel will ich mich mit den Ursachen der Variabilität der Eizahl pro adultem Tier, der Gelegegröße, befassen.

2.3. Die Regulation der Gelegegröße

Wie ich im vorigen Kapitel gezeigt habe, hat die Eizahl pro adultes Tier einen bedeutenden Einfluß auf die Eirate der Gesamtpopulation. Damit beeinflusst sie die Geburts- und Wachstumsrate sowie die gesamte Populationsdynamik.

Die Eizahl pro adultes Tier, die ich nur mehr kurz als "Gelegegröße" bezeichnen will, kann von verschiedenen Faktoren beeinflusst werden. Ich möchte hier nur die wichtigsten aufzählen: Körpergröße der Tiere, Futterangebot, Temperatur, Chemismus des Wassers (vielleicht auch Einflüsse durch chemische Substanzen, die von den Tieren selbst ins Wasser abgegeben werden, also von der Tierdichte).

Solche Untersuchungen sind schon mehrfach durchgeführt worden (HALL, 1964; BURGIS, 1967; STROSS & CHISHOLM, 1975). Allerdings ist dabei zu bedenken, daß alle Umwelteinflüsse, mit Ausnahme der Tiergröße, erst mit einer bestimmten Zeitverzögerung die Gelegegröße beeinflussen können. Die aufgenommene Nahrung und die Umweltreize müssen erst den Stoffwechsel durchlaufen oder ihn beeinflussen, bevor sich eine Wirkung in der Gelegegröße zeigt. Es ist außerdem zu bedenken, daß Daphnien einen Häutungszyklus haben und deshalb nicht zu jeder beliebigen Zeit Eier produzieren können. HAZELWOOD & PARKER, (1961, 1963) haben deshalb eine Korrelationsanalyse durchgeführt, bei der sie für die Umweltfaktoren verschiedene Zeitverzöge-

rungen benutzt haben. Sie fanden bei 14-tägiger Verzögerung eine höhere Korrelation zwischen der Daphnien-abundanz und Umweltfaktoren als ohne Verzögerung. Derartige Berechnungen sind allerdings eine recht grobe Methode, da die Größe der Zeitverzögerung von der Stoffwechsel-aktivität der Tiere abhängt. Diese ist aber unter anderem eine Funktion der Temperatur und dürfte damit etwa dem Verlauf der Entwicklungsgeschwindigkeit entsprechen. Das heißt also, daß bei kaltem Wasser die Zeitverzögerung wesentlich größer ist, als bei warmem Wasser. Sie ist im Jahresverlauf also keineswegs konstant. Ich habe deshalb versucht, die Zeitverzögerung zu bestimmen.

2.3.1. Bestimmung der Zeitverzögerung für die Determination der Gelegegröße

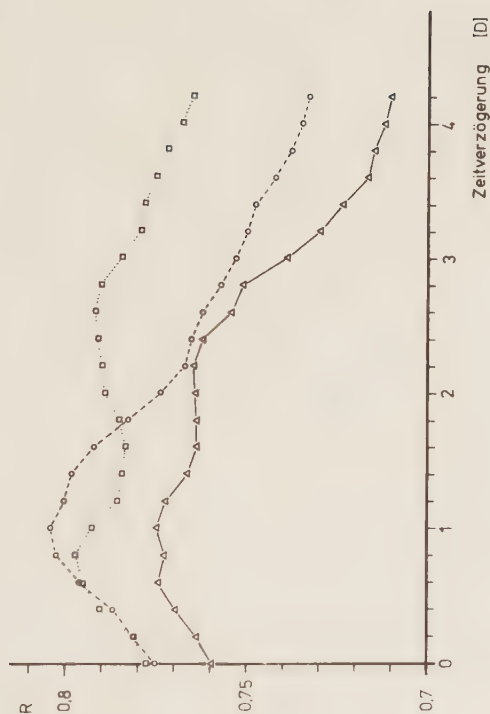
Um die Zeitverzögerung für die Determination der Gelegegröße aus Freilanddaten zu bestimmen, habe ich eine multiple Korrelationsanalyse der Gelegegröße mit folgenden Faktoren durchgeführt: Tiergröße, Nahrungsangebot, mittlere Seetemperatur und Anzahl konkurrierender Tiere der eigenen und der anderen Daphnienarten. Als Prädiktoren wurden dabei die Umweltparameter (Nahrung, Temperatur und Tierzahl) mit untereinander jeweils gleicher Zeitverzögerung verwendet. Die Tiergrößen gingen ohne Zeitverzögerung in die Berechnung ein. Die Größe der Zeitverzögerung habe ich dabei nicht in absoluten Zeiteinheiten, sondern in Einheiten der Entwicklungsdauer gemessen. Das hat zur Folge, daß bei gleicher Größe dieser relativen Zeit-

verzögerung Unterschiede der absoluten Verzögerung erstens zwischen den drei Daphnienarten und zweitens zwischen Frühjahr und Sommer bestehen. Die Zeitverzögerung habe ich schrittweise in 0,2-D-Schritten erhöht und geprüft, ob bei einer bestimmten Größe der Verzögerung ein maximaler Korrelationskoeffizient erreichbar war.

Um eine gleichmäßige Gewichtung für verschiedene Jahreszeiten mit unterschiedlichen Tierzahlen zu erhalten, habe ich für die Korrelation nicht Werte von Einzeltieren, sondern Mittelwerte von Größenklassen mit einer Klassenbreite von 0,058 mm benutzt.

Das Ergebnis dieser Analyse zeigt die Abbildung 19. Für alle drei Arten ist ein deutliches Maximum im Verlauf der Kurve zu erkennen. Das Maximum des multiplen Korrelationskoeffizienten beträgt für *Daphnia hyalina* 0,775 bei 1 D, für *Daphnia galeata* 0,804 bei ebenfalls 1 D und für *Daphnia cucullata* 0,797 bei 0,8 D. Aus diesen Ergebnissen kann man folgern, daß die Güte der Vorhersage der Gelegegrößen aus den Umweltfaktoren und der Tiergröße bei den Zeitverzögerungen von 1 bzw. 0,8 D besser ist als bei anderen Zeitverzögerungen. Nimmt man an, daß die verwendeten Prädiktoren tatsächlich die Gelegegröße beeinflussen, was nach Laborbefunden zu erwarten ist, so zeigt sich ihre Wirkung auf die Gelegegröße mit der Verzögerung von 0,8 bzw. 1 D. Wegen der Autokorrelation der Prädiktoren kann man nicht mit einem scharf ausgeprägten Maximum rechnen.

ABBILDUNG 19 MULTIPLER KORRELATIONSKOEFFIZIENT FÜR DIE
VORHERSAGE DER GELEGEGRÖSSE AUS DEN UMWELT-
PARAMETERN IN ABHÄNGIGKEIT DER ZEITVERZÖGERUNG



Die Zeitverzögerung ist in Einheiten der Entwicklungsdauer D angegeben

Bei *Daphnia cucullata* tritt ein breites Nebenmaximum bei etwa 2,6 D auf. An der gleichen Stelle findet man bei *Daphnia hyalina* und *Daphnia galeata* eine mehr oder weniger ausgeprägte Schulter im Kurvenverlauf. Mögliche Gründe dafür werde ich später diskutieren.

2.3.2. Der Einfluß der Umweltfaktoren auf die Gelegegröße

Den Einfluß von Umweltparametern auf die Gelegegröße der Daphnien habe ich mit einer Korrelationsanalyse aufzuklären versucht. Für die Korrelationen habe ich die meteorologischen Faktoren (Sonnenscheindauer, Tageslänge, mittlere Seetemperatur) und die biotischen Faktoren (Nahrungsangebot, gemessen als Chlorophyllkonzentration, Abundanz der Daphnien) mit der, im vorigen Abschnitt bestimmten, optimalen Zeitverzögerung benutzt. Die Tiergröße selbst habe ich ohne Zeitverzögerung in die Analyse aufgenommen. Die Tiere werden, wie schon bei der Bestimmung der Zeitverzögerung, in Größenklassen mit einer Breite von 0,058 mm eingeteilt und für jede Größenklasse der Mittelwert der Gelegegröße genommen.

Aus diesen Daten habe ich zunächst für jede Art eine Korrelationsmatrix errechnet. Die Korrelationsmatrizen für die drei Arten sind in den Tabellen 14, 15, 16 zu finden.

Betrachtet man zunächst nur die Korrelationen mit der Gelegegröße, so findet man zunächst mit Ausnahme der Tiergröße nur negative Korrelationskoeffizienten. Da jedoch zum Teil sehr hohe Interkorrelationen der Faktoren bestehen, können aus dieser Tatsache keine weiteren Schlüsse gezogen werden. Allerdings kann man folgende generellen Überlegungen anstellen:

Tabelle 14

Korrelationsmatrix der Gelegegröße und Umweltfaktoren für *Daphnia hyalina*
bei einer Zeitverzögerung von 1D

Größe	Größe	Gelege	Temp.	Chl a	Chl b	Chl c	Nhya	Ngal	Ncuc	Sonn	Tagesl.
Größe	-	0,586	-0,453	-0,521	-0,251	-0,215	0,308	0,345	-0,156	-0,258	0,115
Gelege		-	-0,313	-0,011	-0,113	-0,026	-0,282	-0,195	-0,316	-0,261	-0,312
Temp.			-	0,550	0,630	0,463	-0,107	-0,235	0,517	0,651	0,484
Chl a				-	0,536	0,520	-0,664	-0,650	0,207	0,144	-0,394
Chl b					-	0,581	-0,282	-0,274	0,443	0,343	0,301
Chl c						-	-0,245	-0,295	0,244	0,039	0,087
Nhya							-	0,880	0,246	-0,006	0,572
Ngal								-	0,309	-0,072	0,412
Ncuc									-	0,440	0,372
Sonn										-	0,452
Tagesl.											-

Für mehr als 200 Freiheitsgrade liegen die Signifikanzschranken für die Signifikanz von r gegen Null
 $p < 0,05$ $r > 0,1381$, $p < 0,01$ $r > 0,1809$, $p < 0,001$ $r > 0,2299$

1
88
1

Tabelle 15

Korrelationsmatrix der Gelegegröße und Umweltfaktoren für *Daphnia galeata*
bei einer Zeitverzögerung von 1D

Größe	Gelege	Temp	Chl a	Chl b	Chl c	Nhya	Ngal	Ncuc	Sonn	Tagesl.
Größe	-	0,683	-0,496	-0,256	-0,222	0,290	0,309	-0,245	-0,298	0,011
Gelege		-	-0,246	-0,061	-0,140	-0,177	-0,134	-0,292	-0,174	-0,210
Temp			-	0,532	0,585	0,479	-0,137	0,520	0,605	0,475
Chl a				-	0,507	0,635	-0,628	0,295	0,067	-0,401
Chl b					-	0,698	-0,244	0,435	0,319	0,331
Chl c						-	-0,293	0,289	0,031	0,055
Nhya							-	0,880	-0,011	0,514
Ngal								-	0,284	0,351
Ncuc									-	0,424
Sonn										0,474
Tagesl.										-

Für mehr als 200 Freiheitsgrade liegen die Signifikanzschranken für die Signifikanz von r gegen Null
 $p < 0,05$ $r > 0,1381$, $p < 0,01$ $r > 0,1809$, $p < 0,001$ $r > 0,2299$

Tabelle 16

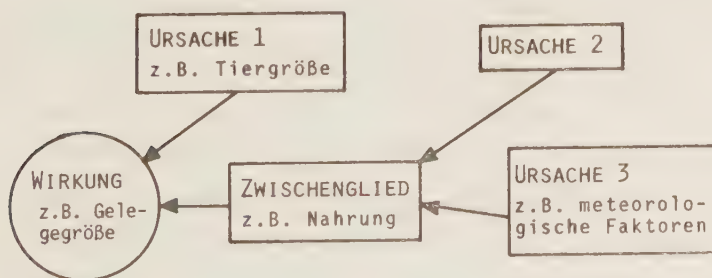
Korrelationsmatrix der Gelegegröße und Umweltfaktoren für *Daphnia cucullata*
bei einer Zeitverzögerung von 0,8D

Größe	Gelege	Temp	Chl a	Chl b	Chl c	Nhya	Ngal	Ncuc	Sonn	Tagesl.
Größe	-									
Gelege		0,726	-0,525	-0,272	-0,232	-0,147	0,121	0,180	-0,286	-0,258
Temp		-	-0,235	-0,099	-0,002	-0,024	-0,136	-0,098	-0,220	-0,067
Chl a			-	0,479	0,624	0,423	-0,199	-0,273	0,559	0,641
Chl b				-	0,465	0,556	-0,695	-0,674	0,307	0,055
Chl c					-	0,687	-0,199	-0,223	0,449	0,344
Nhya						-	-0,311	-0,342	0,185	-0,022
Ngal							-	0,867	-0,013	0,089
Ncuc								-	0,087	0,054
Sonn									-	0,530
Tagesl.										-

Für mehr als 200 Freiheitsgrade liegen die Signifikanzschranken für die Signifikanz von r gegen Null
 $p < 0,05$ $r > 0,1381$, $p < 0,01$ $r > 0,1809$, $p < 0,001$ $r > 0,2299$

Wenn in einer Kausalkette Korrelationen zwischen den Gliedern der Kette und der Wirkung gemessen werden, so muß die Korrelation zwischen der Wirkung und dem unmittelbar davor liegenden Glied der Kette den größten Wert aufweisen. Weiterhin müßten, wenn verschiedene Kausalketten als Ursachenkomplexe vorliegen nach Auspartialisieren einer Ursache Korrelationen, die auf eine andere Ursache zurückzuführen sind, bestehen bleiben. Korrelationen von Gliedern einer Kette mit der Wirkung verschwinden jedoch, wenn die eigentliche Ursache konstant gehalten wird, es sei denn, die Zwischenglieder werden von mehr als einer Ursache beeinflusst. Die Endglieder von Kausalketten behalten nach Auspartialisieren aller Faktoren ihre partielle Korrelation mit der Wirkung (z.B. mit der Gelegegröße). Es ist natürlich immer noch möglich, daß diese Endglieder von anderen, allerdings nicht gemessenen, Faktoren beeinflusst werden, also auch keine echten Endglieder darstellen.

Folgendes Schema soll diese Überlegungen verdeutlichen:



Nach Ausschluß der Ursache 1 muß das Zwischenglied eine stärkere partielle Korrelation mit der Wirkung besitzen, als die Ursachen 2 und 3. Berechnet man schließlich partielle Korrelationen in denen alle Parameter bis auf einen auspartialisiert werden, so bleiben nur mehr die Korrelationen der Wirkung mit den Endgliedern von Kausalketten als signifikante Korrelationen übrig. Die Korrelationen mit den Zwischengliedern verschwinden. Beachtet man dies nicht, so kann man leicht zu Fehlinterpretationen kommen.

Ich möchte nun die Analyse der Korrelationsmatrizen nach diesem Schema durchführen und zwar zunächst für *Daphnia hyalina*.

2.3.3. Kausalanalyse der Gelegegrößen bei *Daphnia hyalina*

Den größten einfachen Korrelationskoeffizienten zeigt zunächst die Tiergröße mit der Gelegegröße ($r = 0,586$). Nach Auspartialisieren der Tiergröße bleiben als nächstes drei Parametergruppen mit hohen partiellen Korrelationskoeffizienten:

Chlorophyll a ($r = 0,425$), Tierabundanz (N hyal $r = 0,599$, N gal $r = 0,522$, N cuc $r = 0,290$) und Tageslänge ($r = - 0,472$).

Der Betrag der Korrelationskoeffizienten zwischen Tier-abundanz und Gelegegröße ist signifikant größer als der zwischen Chlorophyll a und Gelegegröße. Daraus folgt, daß es einen Einfluß der Daphnienabundanz auf die Gelegegröße geben muß, der nicht über Chlorophyll a geht.

Möglich wäre beispielsweise eine chemische Wirkung.

Es ist jedoch sehr wahrscheinlich, daß neben diesem direkten Weg noch eine indirekte Wirkung über Chlorophyll a (= Nahrungsangebot) vorhanden ist, beispielsweise dadurch, daß durch die Freßtätigkeit von *Daphnia hyalina* das Nahrungsangebot verringert wird.

Die Wirkung der Tageslänge ist zwar ebenfalls signifikant stärker (und zwar negativ) als die von Chlorophyll a, so daß auch hier eine Wirkung zu fordern ist, die nicht über Chlorophyll a geht. Aus Gründen, auf die ich später eingehen werde, ist jedoch die indirekte Wirkung der Tageslänge über das Nahrungsangebot sicherlich wesentlich größer.

Hält man zusätzlich Chlorophyll b und c mit konstant, so ändert sich an der Situation nichts, außer daß man zeigen kann, daß auch Chlorophyll b eine Wirkung auf die Gelegegröße hat.

Partialisiert man noch zusätzlich die meteorologischen Parameter aus, so verschwindet die Signifikanz von Chlorophyll a und die von Chlorophyll b verringert sich. Daraus folgt, daß die Wirkung von Chlorophyll a und ein großer Teil der Wirkung von Chlorophyll b auf die Gelegegröße durch denjenigen Anteil der Variabilität von

Chlorophyll a und b hervorgerufen wird, der durch die meteorologischen Faktoren bestimmt ist.

Tatsächlich beträgt der multiple Korrelationskoeffizient für die Abhängigkeit von Chlorophyll a von der Tageslänge, der mittleren Wassertemperatur und der Sonnenscheindauer 0,943, d.h. ca. 88,9 % der Gesamtvariabilität der Chlorophyll a Konzentration ist durch meteorologische Parameter bestimmt.

Entsprechende Überlegungen wie für die meteorologischen Faktoren gelten auch für den Einfluß der Daphnien auf die Chlorophyllkonzentration.

Mit Hilfe der multiplen Korrelation ist es möglich, zu prüfen, ob zusätzlich und unabhängig von den meteorologischen Faktoren auch die Abundanz der Daphnien einen Einfluß auf die Chlorophyllkonzentration besitzt. Es zeigt sich dabei, daß zumindest *Daphnia hyalina* die Chlorophyll a Konzentration negativ beeinflusst. Der multiple Korrelationskoeffizient für die Vorhersage von Chlorophyll a steigt gegenüber dem, in dem nur die meteorologischen Parameter enthalten waren, auf 0,949. Dieser Zuwachs ist mit $p < 0,001$ hochsignifikant auf die Abundanz von *Daphnia hyalina* zurückzuführen.

Ein weiterer Hinweis auf eine Wirkung der Populationsdichte der Daphnien auf die Gelegegröße der einzelnen Arten, die nicht über das Nahrungsangebot geht, ist aus der Tatsache zu schließen, daß die multiplen Korrelationskoeffizienten der Daphnienabundanzen mit der Gelegegröße für jede Art größer ist, als der multiple Korrelationskoeffizient der Chlorophyllkonzentration mit der Gelegegröße (Tab. 17).

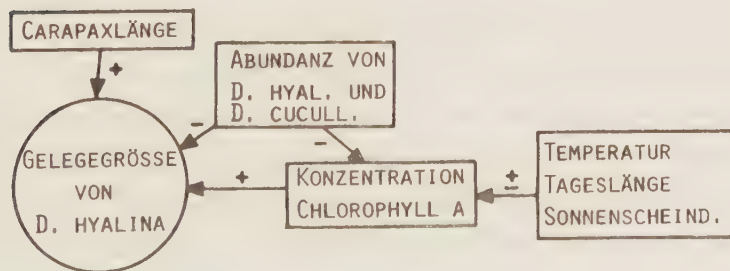
Tabelle 17 Multiple Korrelationskoeffizienten der Daphnien-abundanz und Chlorophyllkonzentration mit der Gelegegröße

	<i>D. hyalina</i>	<i>D. galeata</i>	<i>D. cucullata</i>
Chloroph.- Gelegegr.	0,1314	0,1592	0,1113
D.-Abund.- Gelegegr.	0,4147	0,3301	0,2738

Eine exakte Klärung dieser Frage ist jedoch nur über eine kanonische Korrelationsanalyse möglich, die es erlaubt, komplexe Wirkungen eines Faktorenkollektivs auf ein anderes zu untersuchen, z.B. Korrelation der Gesamtheit des Chlorophylls mit der Gesamtheit der Daphnienabundanzen und dergleichen.

Der Rechenaufwand für derartige Berechnungen ist jedoch erheblich und wäre im Rahmen der Fragestellung nicht gerechtfertigt gewesen. Für weitere Untersuchungen ist eine derartige Analyse sicherlich notwendig.

Man kann als Zusammenfassung der bisherigen Überlegungen zur Determination der Gelegegröße von *Daphnia hyalina* folgendes, allerdings nicht vollständiges, Diagramm der Wechselbeziehungen und Wirkungsketten zeichnen:



Die Gesamtwirkung aller geprüften Ursachen geht aus den partiellen Regressionskoeffizienten hervor. Sie sind für *Daphnia hyalina* in Tabelle 18 zusammengefaßt.

Die Erwartungen werden bestätigt:

Als Hauptursache für die Variation der Gelegegröße, gemessen an den standardisierten partiellen Regressionskoeffizienten, erweist sich die Änderung der Tiergröße. (Die Standardisierung erfolgte so, daß die Verteilungen den Mittelwert 0 und die Standardabweichung 1 besitzen. Auf diese Weise werden unterschiedliche Maßstäbe und Schwankungsbreiten in ihrer Wirkung ausgeglichen und die Koeffizienten direkt vergleichbar).

Bei der Abschätzung der Größe einer Wirkung ist aber Vorsicht geboten, denn es handelt sich nicht um orthogonale Faktoren. Das bedeutet, daß unter natürlichen Bedingungen wegen der Interkorrelation der Faktoren sich bei der Veränderung eines Faktors ein ganzer Satz von Faktoren ändert. Dies ist auch dann der Fall, wenn im Prinzip jeder unabhängig wirkt. Es sind deshalb nie isolierte Effekte einer einzelnen Ursache zu beobachten.

Bei der Wirkung der meteorologischen Faktoren auf die Chlorophyllkonzentration ist vor allem zu beachten, daß die Parameter Tageslänge und Sonnenscheindauer wahrscheinlich nicht nur eine unmittelbare, sondern auch eine mittelbare Einflußgröße darstellt. Die Tageslänge dürfte ein Maß für die Abnahme der Nährstoffkonzentration im Laufe

Tabelle 18 Normale und standardisierte partielle Regressionskoeffizienten für die Regression biotischer und abiotischer Faktoren auf die Gelegegröße von *Daphnia hyalina* bei einer Zeitverzögerung von 1 D.

Variable	b	beta	Std Abw b	F	p
Größe	0,586	0,789	0,039	228,1	<< 0,0005
Chl a	-0,229	-0,209	0,196	1,4	> 0,1
Chl b	0,098	0,040	0,207	0,2	> 0,1
Chl c	0,027	0,043	0,036	0,6	> 0,1
Temp	0,278	0,389	0,120	5,4	<< 0,0005
Tl	-0,506	-0,439	0,190	7,1	<< 0,0005
Sonn	-0,005	-0,043	0,007	0,4	> 0,1
Nhya	-0,004	-0,350	0,001	9,5	<< 0,0005
Ncuc	-0,002	-0,120	0,001	3,3	<< 0,0005
Ngal	< 0,001	0,034	0,001	0,1	0,1
(konstant)	-3,137				

des Frühljahrs und Sommers sein. Bei der Sonnenscheindauer ist zu bedenken, daß sie naturgemäß mit Schönwetterperioden korreliert ist, die, bei geringen Windstärken, keine Austauschvorgänge zwischen Epilimnion und Hypolimnion und zwischen Wasser und Atmosphäre bringen.

Prinzipiell die gleichen Überlegungen und Ergebnisse treffen auch für *Daphnia galeata* und *Daphnia cucullata* zu. Eine Übersicht über die partiellen Regressionskoeffizienten zeigen die Tabellen 19 und 20.

Die Gelegegröße aller drei Arten wird negativ von den Abundanzen von *Daphnia hyalina* und *Daphnia cucullata* beeinflusst. Die Wirkung der Abundanz von *Daphnia hyalina* ist dabei jedesmal hochsignifikant größer als die von *Daphnia cucullata*. In keinem Fall ist jedoch eine Wirkung der Abundanz von *Daphnia galeata* nachweisbar.

Tabelle 19 Normale und standardisierte partielle Regressionskoeffizienten für die Regression biotischer und abiotischer Faktoren auf die Gelegegröße von *Daphnia galeata* bei einer Zeitverzögerung von 1 D.

Variable	b	beta	Std Abw b	F	p
Größe	0,569	0,894	0,028	402,9	<< 0,0005
Chl a	-0,102	-0,114	0,138	0,5	> 0,1
Chl b	-0,100	-0,057	0,132	0,6	> 0,1
Chl c	0,024	0,042	0,035	0,5	> 0,1
Temp	0,244	0,413	0,076	10,3	<< 0,0005
Tl	-0,258	-0,281	0,126	4,2	<< 0,0005
Sonn	0,004	0,056	0,004	1,0	> 0,1
N hya	-0,003	-0,351	0,001	13,8	<< 0,0005
N cuc	-0,002	-0,131	0,001	4,6	<< 0,0005
N gal	< 0,001	0,081	0,001	0,7	> 0,1
(konstant)	-6,054				

Tabelle 20 Normale und standardisierte partielle Regressionskoeffizienten für die Regression biotischer und abiotischer Faktoren auf die Gelegegröße von *Daphnia cucullata* bei einer Zeitverzögerung von 0,8 D

Variable	b	beta	Std Abw b	F	p
Größe	0,454	0,808	0,028	266,4	<< 0,0005
Chl a	0,019	0,029	0,107	0,1	> 0,1
Chl b	0,110	0,093	0,111	1,0	> 0,1
Chl c	-0,035	-0,088	0,027	1,7	> 0,05
Temp	-0,036	-0,083	0,063	0,3	> 0,1
Tl	0,196	0,297	0,117	2,8	< 0,01
Sonn	0,007	0,127	0,004	3,5	< 0,0005
N hya	-0,003	-0,363	0,001	11,0	<< 0,0005
N cuc	-0,001	-0,155	0,001	5,7	<< 0,0005
N gal	> -0,001	-0,053	0,001	0,3	> 0,1
(konstant)	-6,464				

2.4. Diskussion

2.4.1. Zeitverzögerung

Die gemessenen Zeitverzögerungen entsprechen gut den von BANTA, (1939) im Labor bestimmten Werten. BANTA fand, daß die kritische Phase für die Determination der Gelegegröße durch die Nahrung etwa in der Mitte des dritten Viertels eines Häutungszyklus liegt. Nimmt man an, daß ich bei der Stichprobennahme die Tiere durchschnittlich in der Mitte zwischen zwei Häutungen gefangen habe, so müßte das Ergebnis der Berechnungen ein Wert zwischen 0,75 und 1 D sein. Dieser Wert wurde mit 0,8 und 1 D in der Tat auch gefunden.

Fraglich ist jedoch weiterhin, woher das Nebenmaximum, beziehungsweise die Schultern im Kurvenverlauf der Zeitverzögerungskorrelationskurve kommen. Diese liegen bei 2,6 bis 2,8 D. Dies entspricht, wenn man berücksichtigt, daß Juvenilstadien etwa 0,75 mal so lange dauern wie Adultstadien (HALL, 1964), etwa der Dauer zwischen dem Geborenwerden eines Jungtieres und dem ersten reproduktiven Stadium. Daraus könnte man schließen, daß die Umweltbedingungen während der Embryonalentwicklung eines Tieres bereits einen Einfluß auf die spätere Fruchtbarkeit haben. Auch diese Folgerung wird durch Ergebnisse experimenteller Untersuchungen von BANTA, (1939) und FRANK, (1952) gestützt.

HAZELWOOD & PARKER, (1961, 1963) haben eine Zeitverzögerung von zwei Wochen zwischen dem Einwirken von Umwelt-

faktoren und der Abundanz von Daphnien gefunden. Leider ist aus dieser Arbeit nicht zu ersehen, ob bei dieser Zeitverzögerung eine optimale Vorhersagewahrscheinlichkeit erreicht ist. Weiterhin ist darin nicht berücksichtigt, daß die Zeitverzögerung im Verlauf eines Jahres sicherlich nicht konstant bleibt. Nimmt man jedoch an, daß der Effekt eines Umweltfaktors sich in einer erhöhten Tierdichte erst nach einer Generation, also dann niederschlägt, wenn die Jungen, die durch diesen Wachstumschub produziert wurden, wiederum Nachkommen produzieren, so kommt man zu einer Zeitverzögerung von 3 bis 4 D. Bei einer mittleren Seetemperatur von etwa 15° C, wie sie bei den Messungen von HAZELWOOD vorlagen, entspricht das den tatsächlich gefundenen zwei Wochen. Auch nach meinen Ergebnissen würde man eine Zeitverzögerung in dieser Größenordnung erwarten.

Der von mir gefundene Wert von etwa 1 D liegt also genau im Bereich der von anderen Autoren im Freiland und im Labor bestimmten Werte.

Zeitverzögerungen spielen eine wichtige Rolle bei der Kausalanalyse von Populationsfluktuationen. SLOBODKIN, (1961) fordert drei Möglichkeiten bei Daphnien:

1. die Embryonalzeit, vom Ablegen der Eier in die Bruttasche bis zum Schlüpfen, 2. die Juvenilzeit und 3. eine komplexe Zeitverzögerung über die Verschiebung und Stabilisierung der Altersstruktur. Die von mir angesprochene Verzögerung zwischen der Determination der Eizahl und der Ablage in der Bruttasche stellt eine vierte Möglich-

keit dar. HALBACH & BURKARDT, (1972) und SEITZ & HALBACH, (1973) haben festgestellt, daß bereits Zeitverzögerungen recht einfacher Art Oszillationen von Laborkulturen des Rädertieres *Brachionus calyciflorus* erklären können. Die Populationsfluktuationen haben jedoch im Freiland bei Daphnien, wie ich noch zeigen werde, weitgehend andere Ursachen.

2.4.2. Determination der Gelegegröße

Wie ich in Abschnitt D 2.3.3. gezeigt habe, gibt es mindestens drei voneinander unabhängige Ursachen für die Variabilität der Gelegegröße bei den drei untersuchten Daphnienarten: Tiergröße, Nahrungsangebot und Tierabundanz. Ein vierter Faktor, die Tageslänge, muß in Betracht gezogen werden.

Die Abhängigkeit der Gelegegröße von der Tiergröße ist sehr plausibel erklärbar. Erstens ist die Größe der Bruttasche von der Größe der Tiere abhängig und damit auch der für Eier und Embryonen verfügbare Raum. Zweitens gibt es noch eine Reihe von Faktoren, die mit der Tiergröße gekoppelt sind und so indirekt die Gelegegröße beeinflussen. BURNS, (1968) hat festgestellt, daß größere Daphnien auch größere Nahrungspartikel fressen können als kleinere und damit mehr Nahrung aus einem bestimmten Nahrungsspektrum verwerten können. Eine Folge könnte sein, daß größere Daphnien auch mehr Eier produzieren können. Ebenfalls mit der Körpergröße und der

Filtrierleistung korreliert ist die Filtrierfläche. EGLOFF & PALMER, (1971) haben gezeigt, daß diese eine Potenzfunktion der Carapaxlänge ist. Bei *Daphnia rosea* beispielsweise steigt die Filtrierfläche mit dem Quadrat, bei *Daphnia magna* mit der dritten Potenz der Carapaxlänge. Aus diesen Gründen ist anzunehmen, daß die Gelegegröße nicht linear von der Körpergröße der Daphnien abhängt, sondern ebenfalls eine Potenzfunktion darstellt. Daten von HALL, (1964) lassen das zunächst nicht als wahrscheinlich erscheinen. Auch in meinen Daten war keine Abweichung von der Linearität erkennbar. Es ist jedoch durch Vergleich der partiellen Regressionskoeffizienten für die Abhängigkeit der Gelegegröße von der Tiergröße für verschiedene Daphnienarten ein Anhaltspunkt zu gewinnen.

Bei *Daphnia galeata mendotae* (HALL, 1964) beträgt die Zunahme der Gelegegröße pro Millimeter Tiergröße 40, bei *Daphnia hyalina* 10,1, bei *Daphnia galeata* 9,8 und bei *Daphnia cucullata* 7,8 Eier. Die entsprechenden mittleren Tiergrößen betragen 1,6, 1,27, 1,05 und 0,84 Millimeter. Die Gelegegröße nimmt demnach nicht linear mit der Körpergröße zu. GREEN, (1966) und BURGIS, (1967) haben an einer Reihe anderer Cladoceren ebenfalls die Abhängigkeit der Gelegegröße von der Tiergröße untersucht. Ihre Ergebnisse für *Sida crystallina*, *Eurycerus lamellatus*, *Simocephalus vetulus*, *Scapholeberis mucronata*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Ceriodaphnia reticulata* und *Ceriodaphnia megalops* bestä-

tigen die Ergebnisse meiner Berechnungen. McLAREN, (1963) berichtet entsprechende Beobachtungen bei Copepoden. Auch der Einfluß des Nahrungsangebotes auf die Eiproduktion ist leicht erklärbar, da nur dann Eier produziert werden können, wenn die aufgenommene Nahrung mehr Energie liefert als für den normalen Stoffwechsel benötigt wird. Laboruntersuchungen von BANTA, (1939); SLOBODKIN, (1954); HALL, (1964) und CLARK & CARTER, (1974) und Freilandmessungen von GREEN, (1966) stimmen mit meinen Beobachtungen überein. Allerdings ist dabei zu bedenken, daß das Nahrungsangebot nicht nur diese direkte Wirkung besitzt, sondern auch die Körpergröße beeinflusst (HALL, (1964) und eigene unpublizierte Untersuchungen). Der Einfluß über die Körpergröße wirkt jedoch mit einer sehr langen Zeitverzögerung von mehr als einer Generationslänge (vgl. die Ergebnisse bei der Zeitverzögerung) und dauert länger an als die direkte Wirkung. Auch der Nahrungseffekt wird von Copepoden bestätigt; COMITA & ANDERSON, (1959) haben eine hohe Korrelation zwischen Chlorophyllkonzentration und Eiern pro Eisack bei *Diaptomus ashlandi* gefunden. Die Wirkung der Tageslänge auf die Gelegegröße der Daphnien ist zunächst unklar. Sicherlich verläuft der größte Teil über den Umweg des Nahrungsangebotes. Jedoch macht die Regressionsanalyse der Gelegegröße wahrscheinlich, daß auch ein direkter Effekt vorhanden ist. BUIKEMA, (1973 a,b) hat den Einfluß der Lichtintensität auf die Fertilität

und Filtrierrate von *Daphnia pulex* untersucht. Er hat festgestellt, daß Dunkelheit die Filtrierleistung stimuliert, daß jedoch wegen höherer Stoffwechselrate im Hellen die größte Gelegegröße nicht bei völliger Dunkelheit, sondern bei etwa 150 Lux zu finden war.

Die stimulierende Wirkung von Dunkelheit auf die Filtrierrate von Daphnien zeigen auch Untersuchungen von HANEY & HALL, (1975) und STARKWEATHER, (1975). Übereinstimmend können sie zeigen, daß bei Dunkelheit die Filtrierrate signifikant höher ist als im Hellen. Die Arbeiten von HANEY & HALL wurden im See, die von STARKWEATHER im Labor durchgeführt.

Diese Beobachtungen stimmen sehr gut mit den meinen überein. Die Tageslänge zeigt bei meinen Untersuchungen einen negativen Einfluß auf die Gelegegröße. Dies kann damit erklärt werden, daß in kürzeren Nächten die Daphnien weniger lange ihre höhere Filtrierrate zeigen, als in längeren Nächten.

Der Einfluß einer Planktonart auf die Natalität einer anderen ist ein direkter Hinweis auf Konkurrenzmechanismen. Dieser Einfluß geht wahrscheinlich zum großen Teil über das Nahrungsangebot. Solche Effekte habe ich schon bei der Diskussion der Wirkung von Futterangebot diskutiert. Wie ich im Abschnitt D 2.3.3. gezeigt habe, muß es einen negativen Einfluß einer Art auf die Gelegegröße einer anderen Art geben, der nicht über Nahrungskonkur-

renz verläuft. Möglichkeiten wären durch chemische Beeinflussung in Form hemmender Stoffwechselmetabolite und durch physikalische Effekte, etwa in Form von Raumkonkurrenz denkbar. Letztere Möglichkeit scheint mir jedoch im Freiland kaum von Bedeutung, da hier nur recht geringe Populationsdichten erreicht werden. PARKER, (1961) hat allerdings gezeigt, daß es im Labor eine derartige physikalische Konkurrenz zwischen *Daphnia pulex* und *Eucyclops agilis* gibt, da er Stoffwechselmetabolite als Grund für die Elimination von *Eucyclops* ausschließen konnte. Ebenfalls in Laborversuchen konnte PARKER, (1960) ausschließen, daß die Beeinflussung der Gelegegröße von *Cyclops viridis* durch *Simocephalus velutus* auf Nahrungskonkurrenz beruht. Die Wirkung zeigte sich mit einer Zeitverzögerung von sieben Wochen. FRANK, (1952) hat Konkurrenzversuche im Labor mit *Daphnia pulicaria* und *Simocephalus vetulus* durchgeführt. Er hat dabei festgestellt, daß bei niederen Gesamtdichten bei *Daphnia* kein Unterschied besteht, ob die Crowding - Effekte durch die eigene Art oder durch *Simocephalus* hervorgerufen werden. Dagegen hat die Anwesenheit von *Daphnia* auf *Simocephalus* einen geringeren Einfluß als *Simocephalus* auf sich selbst. Dieser Effekt wird bei höheren Populationsdichten noch verstärkt. Ein derartiger Unterschied ist durch Nahrungskonkurrenz nicht erklärbar.

Auch nach meinen Ergebnissen kann Nahrungskonkurrenz nicht der alleinige Faktor sein, denn die Abundanz von

Daphnia galeata zeigt keine Wirkung auf die Gelegegröße der beiden anderen Daphnienarten, obwohl sie zeitweise bei weitem die häufigste ist. Andererseits wird sie von den beiden anderen jeweils negativ beeinflusst. Eine Erklärung dafür könnte durch Stoffwechselmetabolite gegeben werden. Daß es bei Plankton derartige chemische Wechselwirkungen gibt, ist schon längere Zeit bekannt. De BEAUCHAMP, (1952) hat entdeckt, daß das räuberische Rädertier *Asplanchna* einen Stoff abscheidet, der beim Beutetier *Brachionus calyciflorus* die Ausbildung von Hinterleibsdornen auslöst. GILBERT, (1967) hat diesen Stoff als Peptid identifiziert und HALBACH, (1970) die Wirksamkeit dieses Stoffes im Labor und Freiland ausführlich untersucht. Auch bei Planktoncrustaceen sind Pheromone nachgewiesen. KATONA, (1973) konnte zeigen, daß bei *Eurytemora affinis*, *Eurytemora herdmanni* und *Pseudodiaptomus coronatus* die ♂♂ die ♀♀ chemisch von denen der anderen Arten unterscheiden können. Weitere Untersuchungen über chemische Wechselwirkungen verschiedener Arten stehen jedoch noch aus.

3. Die Sterberate

Wie sich schon bei der Diskussion der Regulation der Wachstumsrate gezeigt hat, spielt die Sterberate eine sehr große Rolle für die Populationsdynamik der untersuchten Daphnienarten. Im folgenden Abschnitt möchte ich daher klären, von welchen Faktoren die Mortalität der Daphnien im Klostersee abhängt und insbesondere, ob es sich dabei um Mortalität handelt, die unselektiv wirkt oder ob es bestimmte Selektionsrichtungen gibt.

Wie Untersuchungen von HALL, (1964) gezeigt haben, ist die normale Todesursache für Daphnien im Basin Line Lake während des Sommers der Fischfraß. Das dürfte auch für die Daphnien des Klostersees zutreffen, denn sie erreichen im Freiland nicht annähernd die Größe und das Alter wie im Labor. Vierte und fünfte Adultstadien sind zumindest im Sommer kaum zu finden.

Arbeiten von COOPER, (1965), JACOBS, (1967), ZARET, (1972, 1975), BOHL, (1974), NORTHCOTE, (1975), KUCKLENTZ, (1975) haben gezeigt, daß Fische im Freiland und Labor selektiv fressen.

Im folgenden Abschnitt möchte ich untersuchen, ob im Klostersee selektiver Fischfraß stabilisierend auf die Populationsdynamik und die Coexistenz der drei untersuchten Daphnienarten wirkt.

3.1 Die Regulation der Sterberate der Daphnien

Zunächst soll der Einfluß verschiedener biotischer und abiotischer Faktoren auf die Mortalität der Daphnien geklärt werden. Dazu habe ich alle drei Arten zusammen in eine Korrelationsanalyse aufgenommen und Korrelationskoeffizienten der Mortalitätsraten mit der Populationsdichte, Tiergröße, mittleren Tiefe einer Population im See, Sonnenscheindauer, Tageslänge und mittlerer Seetemperatur berechnet. Mit dem Parameter mittlere Tiefe im See werden sowohl unterschiedliche Temperatur- als auch unterschiedliche Helligkeitsbedingungen berücksichtigt. Als Ausgangsdaten habe ich also pro Tag drei Datensätze verwendet, mit gleichen meteorologischen Faktoren, aber für jede Art verschiedenen Tiergrößen, Populationsdichten und Tiefen im See. Als Ergebnis erhält man daraus die Abhängigkeit der Mortalität von Daphnien allgemein, also nicht für bestimmte Arten. Die Korrelationsmatrix ist in Tabelle 21 wiedergegeben. Mit Ausnahme der mittleren Tiefe einer Population zeigen alle Faktoren mindestens auf dem 5 % Niveau signifikante Korrelationen mit der Mortalitätsrate.

Durch partielle Korrelationen habe ich zunächst geklärt, welche der stark untereinander korrelierten meteorologischen Faktoren Sonnenscheindauer, Tageslänge oder Seetemperatur den wichtigsten Parameter darstellt. Es zeigt sich dabei, daß bei einer 4 - Parameteranalyse nur die mittlere Seetemperatur ($r = 0,268$, $p < 0,001$) signifikant

Tabelle 21 Korrelationsmatrix möglicher Mortalitätsfaktoren
und der Mortalitätsraten aller Daphnien

	Abund.	Mort.	Größe	Tiefe	Sonn.	Tagl.	Temp.
Abundanz	-	0,256	0,176	-0,118	0,378	0,244	-0,104
Mortalität		-	0,196	-0,023	0,173	0,283	0,337
Größe			-	0,499	-0,001	0,219	-0,133
Tiefe				-	-0,078	-0,094	-0,124
Sonnensch.					-	0,367	0,046
Tagesl.						-	0,390
Temperatur							-

Bei mehr als 130 Freiheitsgraden liegen die Signifikanzschranken
für die Signifikanz von r gegen Null bei:
 $p < 0,05$ $r > 0,171$, $p < 0,01$ $r > 0,224$, $p < 0,001$ $r > 0,283$

partiell mit der Mortalitätsrate korreliert ist. Für die Sonnenscheindauer ($r = 0,111$, $p > 0,05$) und die Tageslänge ($r = 0,112$, $p > 0,05$) ist keine Korrelation nachweisbar.

Aus Gründen, die ich schon bei der Analyse der Ursachen für die Variabilität der Gelegegrößen diskutiert habe, muß demnach die Seetemperatur die Mortalität unmittelbar beeinflussen, d.h. die Dauer der Helligkeit im Gewässer spielt für die Mortalität keine nachweisbare Rolle. Dies ist überraschend, denn BOHL, (1974) hat in Laborexperimenten nachgewiesen, daß die Daphnienmortalität, wenn sie durch Elritzen hervorgerufen wird, stark von der Beleuchtungsstärke abhängt. JACOBS, (1967) fand entsprechende Wirkungen bei Freßversuchen mit Guppies. Nach diesen Laborbefunden würde man erwarten, daß die Dauer der Helligkeit die Mortalitätsrate erhöht, da im Freiland Sonnenscheindauer und Tageslänge mit hoher Beleuchtungsintensität korreliert sind und da längere Zeit bei hoher Beleuchtungsstärke gefressen werden kann, es sei denn, die Fische fressen nicht während der ganzen Helligkeitsperiode.

Die Ursache für diese Unterschiede zwischen Erwartung und Beobachtung werde ich im Anschluß diskutieren.

Mit den restlichen Variablen Mortalität, Tierzahl, Größe und Seetemperatur habe ich abermals eine partielle Korrelationsanalyse durchgeführt. Dabei zeigt sich, daß jede der Variablen einen eigenen, signifikanten Einfluß auf die Mortalitätsrate besitzt. Die partiellen Korrelations-

koeffizienten betragen für die Korrelation Mortalität - Abundanz unter Konstanthaltung von Größe und Seetemperatur 0,281 ($p < 0,001$), für die Korrelation Mortalität - Größe unter Konstanthaltung von Abundanz und Seetemperatur 0,220 ($p < 0,01$) und schließlich für die Korrelation Mortalität - Seetemperatur bei konstanter Abundanz und Größe 0,405 ($p < 0,001$). Durch die Abundanz, Größe und Seetemperatur zusammen können 26 % der Gesamtvariabilität der Mortalitätsraten erklärt werden (multipler Korrelationskoeffizient $R = 0,51$, $p < 0,001$).

Da es sich bei dieser Analyse um keine reine Zeitreihe handelt, sondern gleichzeitig verschiedene Abundanzen, Größen und Tiefen verschiedener Arten betrachtet wurden, kann man daraus schließen, daß eine Selektion stattfindet, die die häufigeren und größeren Arten benachteiligt. Um diese Schlußfolgerung zu stützen, habe ich folgende Überlegungen angestellt:

- a. Bei abundanzabhängiger Selektion muß sich ein Zusammenhang zwischen den relativen Abundanzen zweier Arten und ihrer relativen Mortalität nachweisen lassen.
- b. Bei größenabhängiger Selektion muß entsprechend eine Korrelation zwischen den Größenverhältnissen und den Mortalitätsverhältnissen nachweisbar sein.

3.2. Selektiver Fischfraß

Wie JACOBS, (1974) gezeigt hat, ist der Quotient der Mortalitäten zweier Arten ein Selektionskoeffizient und stellt eine Analogie der Forage ratio (EDMONDSON, 1971) dar.

Aus Symmetriegründen habe ich für die Analyse die natürlichen Logarithmen von den Quotienten der Mortalitätsraten, Abundanz und Größen benutzt (JACOBS, 1974).

Die Ergebnisse für die drei Arten zeigen die Abbildung 20 a, b, c, d und die Tabelle 22 a, b, c.

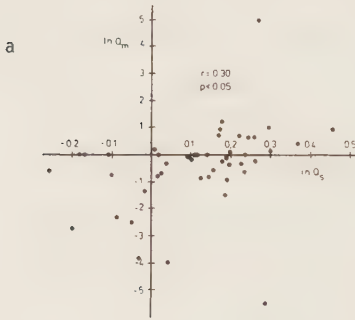
Für *Daphnia hyalina* und *Daphnia galeata* ergeben sich signifikante Korrelationen des Selektionskoeffizienten mit dem Größen- und Mortalitätsverhältnis. Diese Korrelationen bleiben auch als partielle Korrelationen signifikant.

Für die Selektion zwischen *Daphnia galeata* und *Daphnia cucullata* ist nur ein Einfluß des Größenverhältnisses nachweisbar, ebenso wie zwischen *Daphnia cucullata* und *Daphnia hyalina*.

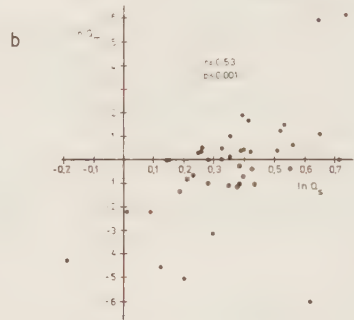
Offensichtlich ist der Größenunterschied zwischen *Daphnia galeata* und *Daphnia cucullata* bzw. *Daphnia hyalina* und *Daphnia cucullata* so groß, daß er im Vergleich zu Abundanzunterschieden zum alleinigen Kriterium für die Selektionsrichtung wird. *Daphnia galeata* und *Daphnia hyalina* sind dagegen nicht so verschieden groß, so daß als zweiter Einfluß das Abundanzverhältnis wirksam werden kann.

Nach diesen Ergebnissen stellt sich die Frage, welchen Einfluß die Größenselektion auf die Altersstruktur hat. Dieser Einfluß kann nach den Ergebnissen bei den Untersuchungen zur Geburtsrate einen entscheidenden Beitrag

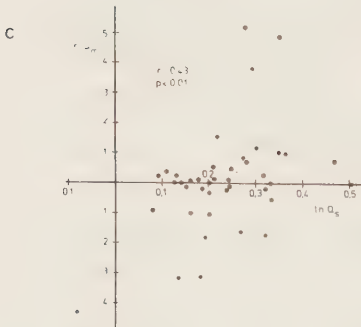
ABBILDUNG 20 BEZIEHUNGEN ZWISCHEN DEN ABUNDANZ-,
GRÖSSEN- UND MORTALITÄTSVERHÄLTNISSEN



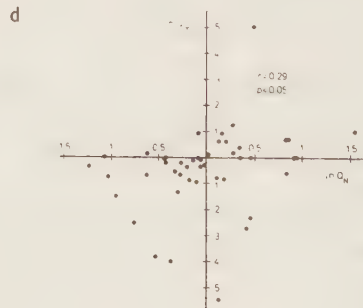
Größen- und Mortalitäts-
verhältnisse bei
D. hyalina und *D. galeata*



Größen- und Mortalitäts-
verhältnisse bei
D. hyalina und *D. cucullata*



Größen- und Mortalitäts-
verhältnisse bei
D. galeata und *D. cucullata*



Abundanz- und Mortalitäts-
verhältnisse bei
D. hyalina und *D. galeata*

Q_m = Mortalitätsquotient; Q_s = Größenquotient

Q_N = Abundanzquotient

Tabelle 22 Korrelationskoeffizienten der Mortalitäts-, Abundanz- und Größenverhältnisse von *Daphnia hyalina*, *Daphnia galeata* und *Daphnia cucullata*.

a) *Daphnia hyalina* - *Daphnia galeata*

	Mort.	Abund.	Größe
Mortalität	-	0,2867 *	0,2997 *
Abundanz	0,3329 *	-	-0,0981
Größe	0,3438 **		-

b) *Daphnia hyalina* - *Daphnia cucullata*

	Mort.	Abund.	Größe
Mortalität	-	0,2206	0,5349 ***
Abundanz	-0,0658	-	0,5023 ***
Größe	0,5028 ***		-

c) *Daphnia galeata* - *Daphnia cucullata*

	Mort.	Abund.	Größe
Mortalität	-	0,2798	0,4283 ***
Abundanz	0,0956	-	0,4759 ***
Größe	0,3495 *		-

* $p < 0,05$

** $p < 0,01$

*** $p < 0,001$

Die angegebenen Parameter sind die natürlichen Logarithmen von den Quotienten zweier Größen, z.B.: Mortalität = $\ln(\text{Mortalität}_1 / \text{Mortalität}_2)$

Die Werte in der linken unteren Hälfte sind partielle Korrelationskoeffizienten

zur Populationsdynamik leisten.

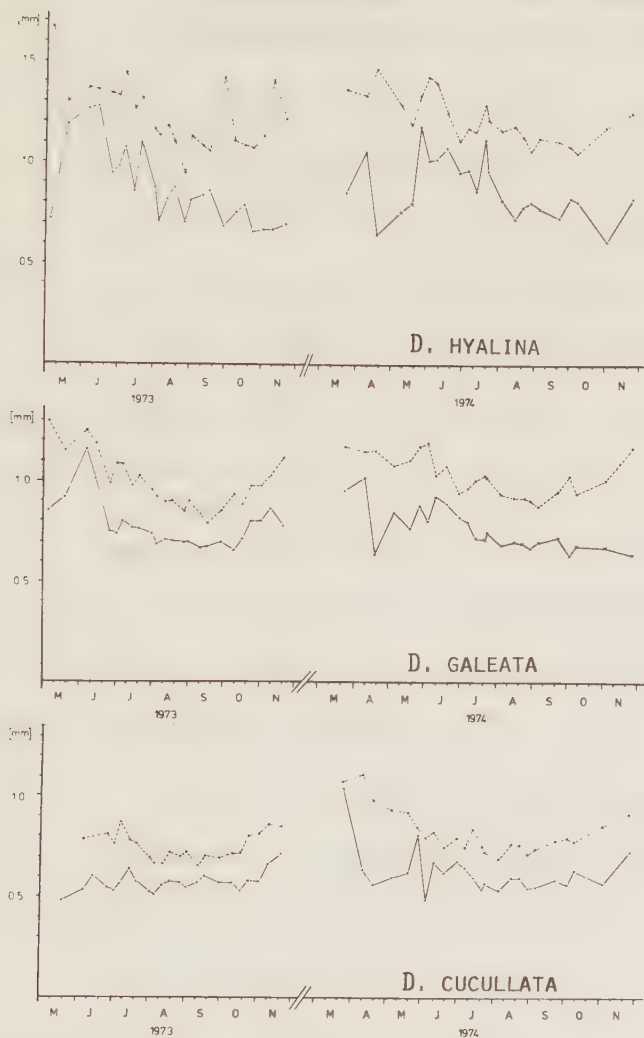
Ich möchte deshalb die Frage klären: hat die Mortalität einen Einfluß auf die mittlere Tiergröße, d.h. auf die Altersstruktur einer Daphnienpopulation im Klostersee?

Die Tiergröße hängt neben dem Alter der Daphnien auch vom Ernährungszustand, von der Temperatur und dergleichen ab. Der Selektionsdruck ist deshalb an einer Population nicht einfach durch Messen der mittleren Größe der Tiere feststellbar. Als Maß für die Änderung der Altersstruktur habe ich deshalb die Differenz der mittleren Tiergröße zwischen zwei Meßtagen genommen. Der Zeitraum zwischen zwei Probentagen ist kurz genug, um Effekte der Saisonalvariation und andere langfristige Wirkungen auszuschalten. Die Abbildung 21 zeigt den Jahresgang der mittleren Individuengrößen.

Wie ich schon bei der Untersuchung der Altersstruktur der Eier gezeigt habe, ist die Altersstruktur allein von der Produktion an Eiern, bzw. in diesem Fall von der Produktion an Jungen abhängig, wenn die Mortalität nicht altersabhängig ist (bei der Betrachtung einer ganzen Population entfällt der Aspekt der Häutung in ein anderes Stadium). In einem solchen Fall wäre die Altersstruktur allein von der Geburtsrate abhängig.

Kann man dagegen zeigen, daß eine Korrelation zwischen der Größendifferenz und der Mortalitätsrate besteht, die nach Auspartialisieren des Einflusses der Geburts-

ABBILDUNG 21 MITTLERE TIERGRÖSSE DER DREI DAPHNIENARTEN



———— = ganze Population; ----- = nur Adulte

rate bestehen bleibt, so muß es eine größenabhängige (= altersabhängige) Mortalität geben, die man als größenabhängige Selektion der Fische interpretieren kann.

Ich habe deshalb geprüft, ob die Mortalität in einem Zeitintervall mit der Größenänderung in diesem Zeitintervall korreliert ist. Die Ergebnisse für die drei Arten zeigt Tabelle 23.

Bei *Daphnia hyalina* und *Daphnia galeata* findet man eine signifikant negative Korrelation zwischen der Größendifferenz und der Geburts- und Sterberate. Bei *Daphnia cucullata* ist keine signifikante Korrelation nachweisbar. Da jedoch auch Geburts- und Sterberaten untereinander korreliert sind, kann erst die partielle Korrelation eine Antwort darauf bringen, ob beide Faktoren oder nur einer an den Größenänderungen beteiligt ist. Es zeigt sich, daß nach Auspartialisieren des Einflusses der Geburtsrate nur mehr bei *Daphnia hyalina* eine signifikant negative Korrelation zwischen der Sterberate und der Größendifferenz bestehen bleibt, d.h., je größer die Mortalitätsrate in einem Intervall ist, um so größer ist die Größenabnahme in diesem Intervall, und diese kann nicht durch einen Zuwachs von jungen, kleinen Tieren verursacht worden sein. Das bedeutet aber, daß die Mortalität nicht alle Altersstadien gleichmäßig betrifft, denn dann wäre die mittlere Tiergröße nicht von der Mortalität beeinflußt worden. Es muß vielmehr angenommen werden,

Tabelle 23 Korrelationskoeffizienten der Änderung
der mittleren Tiergröße und der Geburts-
und Sterberate

a) *Daphnia hyalina*

	Größe	m	b
Größe	-	-0,5907 ***	-0,5400 ***
m	-0,3276 *	-	0,7673 ***
b	-0,1677		-

b) *Daphnia galeata*

	Größe	m	b
Größe	-	-0,4103 **	-0,4782 **
m	-0,2106	-	0,5300 ***
b	-0,3372 *		-

c) *Daphnia cucullata*

	Größe	m	b
Größe	-	-0,2702	-0,2157
m	-0,2252	-	0,2746
b	-0,1527		-

* $p < 0,05$ ** $p < 0,01$ *** $p < 0,001$

Die Korrelationskoeffizienten in der linken unteren
Hälfte sind partielle Korrelationskoeffizienten

daß die Adulten von *Daphnia hyalina* bevorzugt gefressen werden.

Die partiellen Korrelationskoeffizienten zwischen der Größendifferenz und der Mortalitätsrate zeigen auch bei *Daphnia galeata* und *Daphnia cucullata* das richtige (negative) Vorzeichen, sind aber nicht signifikant.

Ein eigenständiger Einfluß der Geburtsrate ist nur bei *Daphnia galeata* nachweisbar, bei den beiden anderen Arten sind die partiellen Korrelationskoeffizienten zwar dem Vorzeichen nach richtig, aber nicht signifikant.

Diese Ergebnisse sind nicht unerwartet, denn die Größenunterschiede zwischen adulten und juvenilen Tieren sind bei *Daphnia hyalina* besonders groß, so daß hier eine größenabhängige Selektion leichter möglich ist, als bei den beiden anderen Arten.

3.3. Diskussion

Eines der überraschendsten Ergebnisse ist die Tatsache, daß die Mortalität zwar mit der mittleren Seetemperatur, nicht aber mit der Tageslänge oder der Sonnenscheindauer eine signifikante Korrelation zeigt. Nach den bereits erwähnten Laboruntersuchungen von JACOBS, (1967) und BOHL, (1974), sowie Freilandbefunden von KUCKLENTZ, (1975) wäre eine Abhängigkeit der Daphnienmortalität von der Beleuchtungsstärke bzw. von der Sonnenscheindauer zu erwarten gewesen.

Eine mögliche Erklärung könnte dadurch gegeben werden, daß der größte Teil der Daphnienmortalität nicht während des Tages, sondern in der Dämmerung oder in der Nacht verursacht wird. Eine solche Interpretation wird auch durch die Ergebnisse der Untersuchung der Fischverteilung gestützt: in der Abenddämmerung erfolgt eine Massenwanderung von Fischen aus dem Litoral in das Pelagial. In dieser Zeit sammelt sich auch das Zooplankton in den oberen Wasserschichten, so daß Fischfraß in diesem Zeitraum stark wirksam werden kann.

Eine Zunahme der Daphnienmortalität in Abhängigkeit der Wassertemperatur ist nicht unerwartet. Mit steigender Temperatur wird der Stoffwechsel der Räuber beschleunigt und damit mehr Energie pro Zeit verbraucht. Eine Folge ist eine erhöhte Freßtigkeit, die sich in einer höheren Mortalität der Beute niederschlägt. Entsprechende Beobachtungen wurden von JACOBS, (1967) in Laborversuchen bei

Guppies und von REDDY, (1975) bei *Gambusia affinis* gemacht. In beiden Fällen stieg die von den Fischen pro Zeiteinheit gefressene Zahl von Beutetieren mit Erhöhung der Temperatur. Freilandergebnisse von KUCKLENTZ, (1975) im Klostersee können meine Ergebnisse allerdings nicht bestätigen. Eine Erklärung dafür könnte sein, daß die Fische nicht an die entsprechenden Freilandbedingungen akklimatisiert waren.

Selektiver Fischfraß war als Ergebnis zu erwarten. Größere Tiere sind, vor allem unter schlechten Lichtverhältnissen für Fische leichter zu erkennen. Es muß jedoch nicht unbedingt die Körpergröße sein, die als Maß dient. ZARET & KERFOOT, (1975) beispielsweise fanden, daß *Bosmina longirostris* entsprechend der Augengröße selektiv gefressen wurde. Für eine derartige Selektion ist unbedingt ein individuelles Beuteerkennen zu fordern. Nach Untersuchungen von SEGHERS, (1975) geht *Coregonus clupeaformis* auch bei Daphniendichten von 44 Tieren pro Liter nicht zum Filtrieren mit den Kiemenreusen über, sondern frißt auch noch bei Raten von 400 bis 600 Daphnien pro 15 Minuten selektiv. Dabei spielt die Weite der Kiemenreusen keine Rolle für die Größenselektion.

Größenselektion durch Fische zeigen auch Laboruntersuchungen von JACOBS, (1967), BOHL, (1974) und Freilanduntersuchungen von BROOKS, (1965), HALL, (1970) und KUCKLENTZ, (1975). HALL zeigt dabei, daß die Fische zunächst die größere *Daphnia* und dann die kleinere

Ceriodaphnia fressen. Bei welchen Dichten dieses Umschaltens erfolgt, ist jedoch nicht klar zu ersehen.

CONFER & BLADES, (1975) haben festgestellt, daß *Lepomis gibbosus* auf um so größere Entfernung Daphnien wahrnehmen kann und angreift, je größer die Beutetiere sind. Es haben sich allerdings signifikante Unterschiede im Reaktionsabstand bei *Daphnia magna* und *Daphnia pulex* gezeigt, für die wahrscheinlich die unterschiedliche Durchsichtigkeit der Daphnien verantwortlich ist.

Aufgrund der beschränkten Fokussierfähigkeit der Fische (sie sehen nur im Nahbereich, bei *Lepomis gibbosus* zwei bis 90 Zentimeter, scharf) bleibt die Beutefangreaktion wahrscheinlich auf diesen Entfernungsbereich beschränkt.

Größenselektion ist nach diesen Ergebnissen dadurch möglich, daß das Volumen, das nach Beute durchsucht wird, bei größeren Daphnien aufgrund der größeren Wahrnehmungsdistanz größer ist, als bei kleineren.

Nach meinen Ergebnissen spielt Größenselektion eine überragende Rolle. Eine Regressionsgerade, die man in Abbildung 20 a, b, c einzeichnen könnte, zeigt, daß bei doppelter Körpergröße eine Alternativbeute bis zu etwa 100 mal häufiger gefressen wird. Aus den gleichen Abbildungen geht allerdings auch hervor, daß diese möglichen Regressionsgeraden in keinem Fall durch den Nullpunkt verlaufen, sondern die Ordinate jeweils im negativen Wertebereich schneiden. Das heißt, daß bei gleicher

Carapaxlänge *Daphnia galeata* gegenüber *Daphnia hyalina* und *Daphnia cucullata* gegenüber *Daphnia hyalina* und *Daphnia galeata* bevorzugt gefressen wird. Da nur zwischen *Daphnia hyalina* und *Daphnia galeata* eine abundanzabhängige Selektion nachgewiesen werden konnte, ist es unwahrscheinlich, daß diese Verschiebung durch eine entsprechende Wirkung der Abundanzverhältnisse hervorgerufen worden ist.

Die Beobachtung, daß bei gleicher Körpergröße von *Daphnia hyalina* und *Daphnia cucullata* die erstere die geringere Mortalität aufweist, haben auch die Laborversuche von BOHL, (1974) gezeigt. Als Erklärung bieten sich mehrere Möglichkeiten an. Man könnte zunächst annehmen, daß der Sommerhelm von *Daphnia cucullata* eine Rolle spielt, der bei meinen Messungen und denen von BOHL nicht mitgemessen wurde. Dagegen spricht allerdings, daß im Labor-experiment nach Untersuchungen von JACOBS, (1967) behelmte Tiere der gleichen Art und Größe eine geringere Mortalität zeigten, als die unbehelmten Tiere. Ein Helmeffekt müßte deshalb gerade umgekehrt dazu führen, daß bei gleicher Größe *Daphnia cucullata* weniger gefressen wird als *Daphnia hyalina*. Auch die Tatsache, daß *Daphnia galeata* bei gleicher Größe häufiger gefressen wird als *Daphnia hyalina* macht einen Einfluß des Helms unwahrscheinlich, denn *Daphnia galeata* bildet im Klostersee praktisch keinen Helm aus.

Es bleibe damit die Möglichkeit, daß die Fische nicht

nach der Carapaxlänge oder der Fläche der Daphnien selektionieren, sondern nach einer Eigenschaft, die zwar proportional mit der Körpergröße wächst, vielleicht sogar mit der gleichen Proportionalitätskonstanten, die aber bei gleicher Körpergröße verschiedene Werte aufweist.

Es wäre beispielsweise denkbar, daß *Daphnia hyalina* bei gleicher Körpergröße besser schwimmen kann als *Daphnia galeata* und *Daphnia cucullata*. Wahrscheinlicher ist aber nach den bereits erwähnten Befunden von ZARET, (1972 a, b) und ZARET & KERFOOT, (1975), daß die Fische nach der relativen Augengröße selektionieren. Messungen an einigen wenigen photographierten Daphnien, die keinen Anspruch auf statistische Sicherheit erheben, haben gezeigt, daß das Verhältnis von Tiergröße zu Augendurchmesser bei *Daphnia hyalina* 17 : 1, bei *Daphnia galeata* 12 : 1 und bei *Daphnia cucullata* 10 : 1 beträgt. Durch derartige Unterschiede könnte die Verschiebung erklärt werden, da bei gleicher Augengröße *Daphnia cucullata* die größte und *Daphnia hyalina* die kleinste Körpergröße aufweist. Weitere Untersuchungen müssen darüber noch endgültige Klarheit bringen.

Eine mögliche Regressionsgerade in Abbildung 20 d verläuft eindeutig durch den Nullpunkt, d.h. bei gleicher Häufigkeit besteht kein Unterschied in der Mortalität zwischen *Daphnia galeata* und *Daphnia hyalina*, vorausgesetzt, die Tiergröße ist ebenfalls gleich.

Eine Folge der größenabhängigen Selektion ist eine nachweisbare Verschiebung der Altersstruktur bei *Daphnia hyalina* in Richtung der Juvenilen. Diese Beobachtungen wurden von ARCHIBALD, (1975) bestätigt. Er fand, daß unter dem Einfluß von Fischfraß die Größe der eitragenden Tiere abnahm. Ergebnisse von NEILL, (1975) dürften die gleiche Ursache haben. Er fand, daß im Experiment verschiedenen Zooplankter weniger Eier pro ♀ und Tag produzierten, wenn statt einem Fisch zwei Fische als Räuber wirksam waren.

HRBACEK, (1960) konnte eine ähnliche Wirkung von Fischfraß feststellen, die sich unmittelbar auf den Genotyp der Zooplankter auswirkte: je mehr Fische in einem See vorhanden waren, um so langsamer erfolgte das Körperwachstum der untersuchten Cladocerenarten. Damit konnte er Hinweise finden, daß unter dem Einfluß von Fischfraß eine Selektion in Richtung kleine Körpergröße stattfindet.

Gegenüber der Größenselektion spielt die Abundanzselektion in meinen Untersuchungen eine untergeordnete Rolle. Bei doppelter Abundanz wird eine Alternativbeute etwa viermal so häufig gefressen. Diese Beobachtungen konnte ich außerdem, wie bereits erwähnt, nur für die Selektion zwischen *Daphnia hyalina* und *Daphnia galeata* machen. Der Größenunterschied zwischen diesen beiden Arten spielt vermutlich keine so dominierende Rolle, wie zwischen *Daphnia hyalina* und *Daphnia cucullata*. Die Selektion nach relativer Abundanz wird durch Laborexperimente von BOHL, (1974) und Freilandexperimente von KUCKLENTZ, (1975)

bestätigt. Eine Interpretation der Ergebnisse ist nicht ganz leicht. Abundanzabhängige Selektion erfordert individuelles Erkennen des unterschiedlichen Aussehens und/oder Verhaltens der Beutetiere. Außerdem müssen ständig verschiedene Beutetiere gleichzeitig zur Auswahl stehen, damit eine unterschiedliche Abundanz erkannt werden kann. Diese Voraussetzung ist gegeben, wenn die Selektion am Abend und in der Nacht stattfindet, da dann die unterschiedlichen Einschichtungen weitgehend aufgelöst sind. Es ist zwar bekannt, daß sich Fische auf bestimmte Beutetiere spezialisieren und lernen können, sie von anderen zu unterscheiden (LAMPERT, 1971; METZ, 1974), bei den sehr ähnlichen (zumindest für den menschlichen Betrachter) Daphnien erfordert dies aber ein sehr gutes Unterscheidungsvermögen.

Es wäre aber auch vorstellbar, daß die Fische lernen, in welcher Tiefe besonders viele Daphnien zu finden sind und so, da auch in der Dämmerung und nachts die unterschiedliche Schichtung der einzelnen Arten noch teilweise erhalten bleibt, entsprechend den relativen Abundanzen selektionieren.

MURDOCH, AVERY & SMITH, (1975) konnten ein derartiges Umschalten im Beutesuchverhalten von Guppies feststellen, denen sie *Drosophila* an der Wasseroberfläche und *Tubifex* als Bodenbeute mit unterschiedlicher relativer Abundanz anboten. Nach einer Zusammenstellung der

gleichen Autoren scheint ein Umschalten auf eine Alternativbeute mit größerer Abundanz im Tierreich weit verbreitet zu sein.

E SCHLUSSFOLGERUNGEN

1. Wie ist mit den gefundenen Ergebnissen Koexistenz der drei Daphnienarten im Klostersee erklärbar?

1.1. Die Konkurrenzmechanismen

Die Analyse der Geburtsraten hat gezeigt, daß die Gelegegröße durch jahreszeitlich bedingte Schwankungen der physikalischen Umweltparameter und ihre Folgen beeinflußt wird. Das Nahrungsangebot, das Verhalten der Daphnien und die thermische Schichtung des Sees sind wichtige Konsequenzen aus dem jahreszeitlichen Wechsel der Photoperiode.

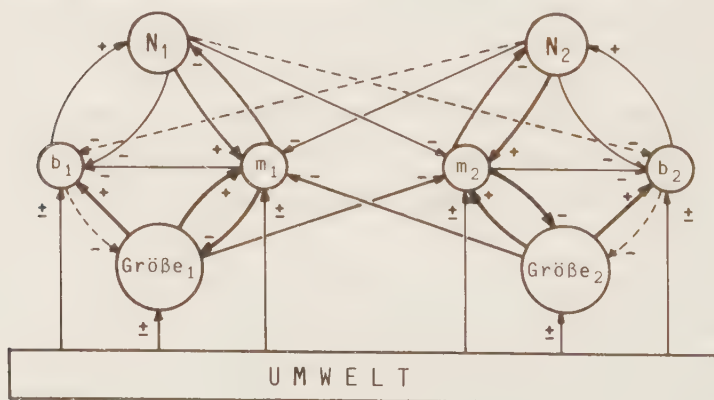
Aufgrund der Vertikalwanderung und der gleichen Art des Nahrungserwerbs konkurrieren die drei Arten um das gleiche Futter. Wie sich aus der Analyse der Eiräte zeigt, ist das Nahrungsangebot ein limitierender Faktor, denn es ist positiv mit der Gelegegröße korreliert. Neben der Nahrungskonkurrenz gibt es wahrscheinlich auch Wechselwirkungen über chemische Beeinflussung. *Daphnia hyalina* ist in Bezug auf Gelegegröße und Stärke der chemischen Wirkung auf die beiden anderen Arten der stärkere Konkurrent.

Infolge der unterschiedlichen Schichtung wird die Konkurrenzkraft der größeren Arten gegenüber den kleineren Arten geschwächt, da diese jeweils durch schnellere Entwicklung den Vorteil größerer Eiproduktion ausgleichen können.

1.2. Stabilisierungsmechanismen für die Koexistenz

Die schon erwähnte unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeit ist ein Mechanismus der Verringerung des Vorteils der größeren Arten. Es ist jedoch nicht ganz einfach zu erklären, daß durch unterschiedliche Einschichtung der Größenunterschied und die damit verbundene unterschiedliche Gelegegröße genau kompensiert wird. Vor allem kann damit nicht erklärt werden, warum auch in Jahren mit unterschiedlicher Seeschichtung dennoch ein stabilisierendes Gleichgewicht der Arten erhalten bleibt. Daß so ein Gleichgewicht besteht, kann durch den jahrzehntelangen Nachweis der Koexistenz als gesichert angenommen werden.

Nach den Ergebnissen aus der Analyse der Mortalitätsraten können weitere stabilisierende Mechanismen abgeleitet werden. Ich will sie in folgendem Diagramm zu einem Modell zusammenfassen:



N_1, N_2 = Abundanzen zweier Daphnienarten

m_1, m_2 = Sterberaten zweier Daphnienarten

b_1, b_2 = Geburtsraten zweier Daphnienarten

Die Dicke der Verbindungslinien stellt die Stärke, die Vorzeichen die Richtung der Beeinflussung dar.

Wie nach diesem Modell stabile Koexistenz möglich ist, sollen folgende Überlegungen zeigen. Ich betrachte zunächst nur eine Art.

Die Abundanz (N) wird von der Geburtsrate positiv beeinflusst, von der Sterberate negativ. Je höher aber die Abundanz wird, um so größer wird auch die Sterberate und um so kleiner wird die Geburtsrate (wegen der positiven Beziehung zwischen Abundanz und Sterberate und der negativen Beziehung zwischen Abundanz und Gelegegröße).

Wegen der Eiersterblichkeit wird die Geburtsrate durch die Sterberate negativ beeinflusst. Geburts- und Sterberate werden aber auch noch von der Größe der Tiere beeinflusst. Je größer ein Tier ist, desto größer ist die Sterberate und desto größer ist die Geburtsrate. Da innerhalb einer Art die größeren Tiere bevorzugt gefressen werden, sinkt bei großer Mortalitätsrate die Tiergröße. Dadurch sinkt aber auch die Mortalitätsrate. Unter konstanten Umweltbedingungen stellt sich nach diesem Modell ein stabiler Zustand ein, in dem Abundanz, Geburtsrate, Sterberate und Tiergröße einen ganz bestimmten konstanten Wert haben (wenn man von Oszillationen absieht, die durch die verschiedenen Zeitverzögerungen beim Einstellen dieses Gleichgewichts entstehen). Dieses stabile Gleichgewicht zwischen Geburts- und Sterberate wird durch eine Reihe negativer Rückkopplungen erreicht: zwischen Abundanz und Mortalität, Abundanz und Natalität, Mortalität und Größe und zwischen Abundanz, Mortalität, Größe und Natalität.

Die Lage dieses Gleichgewichtspunktes hängt von einer Reihe von Umweltfaktoren ab. Hohes Nahrungsangebot erhöht die Gelegegröße und damit die Geburtsrate, hohe Temperatur erhöht die Entwicklungsgeschwindigkeit und damit die Geburtsrate, senkt jedoch auch die Körpergröße der Adulten und damit Gelegegröße und Geburtsrate, erhöht aber auch die Mortalitätsrate, weil die Fische aktiver sind.

Die größte Bedeutung in diesem Modell besitzt die Tiergröße. Sie entscheidet letztlich über die Größe der Geburts- und Sterberate und damit über die Änderungen der Abundanz. An ihr setzen deshalb auch die Selektionskräfte an (HRBÁČEK, 1960). Es ist dabei zu bedenken, daß es für die Körpergröße auch Schwellenwerte gibt, unterhalb deren keine Eier produziert werden können, weil die Tiere das erste reproduktive Stadium noch nicht erreicht haben.

Prinzipiell die gleichen Regelmechanismen gelten nicht nur für eine Art, sondern auch für eine zweite oder dritte. Zusätzlich gibt es aber noch Wechselwirkungen zwischen den Arten: die Gelegegröße und damit die Geburtsrate der einen Art wird von der Abundanz der anderen Art negativ durch Nahrungskonkurrenz und chemische Einflüsse beeinflusst. Die Mortalität wird durch die relative Abundanz und die relative Größe einer anderen Art ebenfalls negativ beeinflusst, da sie als Alternativbeute wirkt.

Durch diese Querverbindungen können die Populationsfluktuationen der drei Arten nicht mehr unabhängig verlaufen. Im Gleichgewicht, das sich unter konstanten Umweltbedingungen einstellt, wird man deshalb ein ganz bestimmtes Zahlen- und Größenverhältnis der Arten finden.

Eine relativ wichtige Rolle spielt die Tatsache, daß die Selektion nach relativer Größe nicht nach der absoluten Körpergröße, sondern nach einem korrelierten Merkmal, wahrscheinlich der Augengröße erfolgt, dadurch wird verhindert, daß die adulten ♀ der großen Arten zu stark dezimiert werden und diese Arten ganz aussterben. Nimmt man nun als nächsten Schritt fluktuierende Umweltbedingungen an, wie sie im jahreszeitlichen Wechsel auftreten, so kommt man zu folgenden Schlüssen:

Im Frühjahr und Herbst ist bei kaltem Wasser aufgrund der Abhängigkeit der Mortalität von der Wassertemperatur die Gesamtmortalität gering. Deshalb ist die Körpergröße der Tiere größer. Damit steigt die Gelegegröße und die Geburtsrate. Die größeren Arten (*Daphnia hyalina* und *Daphnia galeata*) haben hier einen Vorteil gegenüber kleineren Art (*Daphnia cucullata*), da sie größere Carapaxlängen und damit größere Gelegegrößen erreichen können. Unter diesen Bedingungen werden daher die größeren Arten über die kleinere dominieren.

Mit zunehmender Erwärmung des Sees steigt die Gesamtmortalität. Davon werden die großen Arten wegen der Größen- und Abundanzselektion wesentlich stärker betroffen als

die kleinere Art. Deshalb sinkt ihre Abundanz und ihre Körpergröße. Eine Folge ist eine Abnahme der Geburts- und Sterberate der großen Art. Ihre Populationsdichte stabilisiert sich auf einem niedrigeren Niveau.

Im Verlauf des Sommers bildet sich eine thermische Schichtung des Sees aus, die der kleineren Art gegenüber den größeren Arten einen Vorteil aufgrund der größeren Entwicklungsgeschwindigkeit bringt. Die Geburtsrate nimmt deshalb bei der kleineren Art im Sommer wegen der unterschiedlichen Entwicklungsgeschwindigkeit schneller zu als die der großen. Die Tiergröße wird zudem durch die Mortalität kaum beeinflußt. Die Populationsdichte nimmt deshalb bei *Daphnia cucullata* im Sommer zu.

Es ergibt sich somit eine jahreszeitliche Trennung der drei Daphnienarten, wobei im Frühjahr und Herbst die großen, im Sommer die kleinen Arten in der Überzahl sind. Diese Trennung habe ich auch im See gefunden. Der nahezu gleiche Verlauf der Abundanzen von *Daphnia hyalina* und *Daphnia galeata* kann durch die zwischen diesen beiden Arten wirksame, von der relativen Abundanz abhängige, Selektion erklärt werden.

Das Interessante an diesem Modell ist, daß nicht notwendigerweise eine Art im Mittel die größere Mortalität und die größere Natalität besitzen muß, wie es das Modell von JACOBS, (1977 a) verlangt, auf das ich anschließend noch eingehen werde. Die Benachteiligung der größeren Arten besteht vielmehr darin, daß während der Sommermonate

ihre Altersstruktur durch die Mortalität so weit in Richtung "jung" verschoben wird, daß sie die größere Reproduktionsfähigkeit nicht ausspielen können.

Ob diese Modellvorstellungen die Koexistenz der drei Daphnienarten genügend erklären können, will ich einer späteren Arbeit genauer untersuchen und das Modell an Daten aus der Weinbergbucht auf seine Vorhersagekraft überprüfen.

Mein Modell zeigt einige Ähnlichkeiten mit dem von JACOBS, jedoch, wie schon erwähnt, auch Unterschiede. Im folgenden Abschnitt gehe ich genauer darauf ein.

1.3. Das Modell von JACOBS

JACOBS, (1977a) hat ein Modell vorgestellt, das Koexistenz zweier ähnlicher Arten in fluktuierender Umwelt beschreibt. Mit diesem Modell ist jahreszeitliche Trennung durch unterschiedliche Anpassung an Reproduktion und Fluchtvermögen erklärbar, wenn jahreszeitliche Wechsel von Nahrungsangebot und Räuberaktivität auftreten. Nach diesem Modell sollte im Frühjahr der bessere Produzent, (= *Daphnia hyalina*), im Sommer der bessere "Entkommer" (= *Daphnia cucullata*) die dominierende Art sein. Diese Ergebnisse passen sehr gut zu meinen Freilandbefunden und zu den Folgerungen, die ich aus den Wirkungen von Temperatur, Größe und Abundanz gezogen habe: *Daphnia hyalina* zeigt die größte Abundanz dann, wenn die Räuberaktivität gering ist und *Daphnia cucullata* dann, wenn die Räuberaktivität groß ist. Allerdings besteht kein nachweisbarer Unterschied in der mittleren Geburtsrate und der mittleren Sterberate der beiden Arten, wie es das Modell von JACOBS fordert. Die Größen u und v in diesem Modell, d.h. der relative Reproduktionsvorteil und relative Mortalitätsnachteil sind im Mittel gleich 1. Dies wäre durch jahreszeitliche oder andere zyklische Schwankungen von u und/oder v um 1 erklärbar. Das ist in der Tat auch der Fall. Im Frühjahr zeigt *Daphnia hyalina* wegen der größeren Gelegegröße, im Sommer *Daphnia cucullata* wegen der höheren Entwicklungsgeschwindigkeit die größeren Geburtsraten. Auch der relative Mortalitätsunterschied schwankt zyklisch um 1 und

zwar entsprechend den Größen- und Abundanzverhältnissen. Durch eine geringfügige Modifikation des JACOBS'SCHEN Modells, eine Erweiterung des Wertebereichs von u und v auf Größen kleiner 1, können auch die Populationsschwankungen, die ich in meinen Untersuchungen gefunden habe, erklärt werden.

Es bleibt noch zu klären, ob die von JACOBS, (1977b) gefundenen Freilanddaten ebenfalls mit meinen Daten übereinstimmen. Der wichtigste Unterschied liegt darin, daß nach den Ergebnissen von JACOBS *Daphnia hyalina* im Mittel eine höhere Geburts- und Sterberate zeigt als *Daphnia cucullata*. Allerdings ist dabei zu bedenken, daß bei dieser Untersuchung angenommen wurde, daß die verschiedenen Daphnienarten gleichartig im See verteilt sind und deshalb die gleiche Entwicklungsgeschwindigkeit aufweisen. Tatsächlich hat sich aber gezeigt, daß *Daphnia hyalina* während des Sommers wegen der Seeschichtung und der unterschiedlichen Vertikalverteilung einen Reproduktionsnachteil besitzt. Nach meinen Daten entwickelt sich *Daphnia cucullata* im Jahresdurchschnitt etwa 1,5 mal so schnell wie *Daphnia hyalina*. Dieser Wert entspricht etwa dem, den JACOBS, (1977b) als relativen Reproduktionsvorteil (1,72 für 1971/72; 1,68 für 1971) gefunden hat. Zieht man noch den höheren Eiverlust bei *Daphnia hyalina*, wegen der höheren Mortalität der großen adulten Tiere in

Betracht, so kann wahrscheinlich kein Unterschied zwischen den Geburtsraten von *Daphnia hyalina* und *Daphnia cucullata* mehr festgestellt werden. Es ist also auch für diese Untersuchung wahrscheinlich, daß es für die Geburts- und Sterberate einen Balancemechanismus gibt.

F ZUSAMMENFASSUNG

1. Im Seener Klostersee (Chiemgau, Oberbayern) koexistieren drei Daphnienarten: *Daphnia hyalina*, *Daphnia galeata gracilis* und *Daphnia cucullata*. Die drei Arten unterscheiden sich in ihrer Größe und in ihrer jahreszeitlichen relativen Häufigkeit. Aufgrund von Nahrungskonkurrenz und unterschiedlicher Reproduktionsfähigkeit ist diese Koexistenz nicht ohne weiters möglich. In dieser Arbeit werden Mechanismen gesucht, die stabilisierend auf die Koexistenz der drei Daphnienarten wirken.

2. In etwa wöchentlichen Abständen wurden Pumpproben an der tiefsten Stelle des Sees nach Tiefenstufen genommen und gleichzeitig die Wassertemperatur gemessen. In den Wasserproben wurde die Chlorophyllkonzentration bestimmt und die Abundanz der Zooplankter gezählt, sowie bei den Daphnien zusätzlich Größe und Eizahl bestimmt.

3. Mit einem Echolot wurde die Abundanz und die Dispersionsdynamik der Fische gemessen.

4. Es wurde eine neue Methode zur Berechnung der Geburtsrate entwickelt, die Veränderungen der Altersstruktur von Eiern und Embryonen berücksichtigt. Diese Berechnungsmethode stellt eine Verallgemeinerung der Methoden von EDMONDSON, CASWELL und PALOHEIMO dar. Die Unterschiede wurden diskutiert.

5. Mit Hilfe der räumlich-zeitlichen Verteilung der Tiere und der Temperatur wurden die Entwicklungsgeschwindigkeiten der drei Arten berechnet. Es zeigte sich, daß aufgrund der unterschiedlichen Vertikalverteilung *Daphnia cucullata* die größte, *Daphnia hyalina* die geringste Entwicklungsgeschwindigkeit besitzt.

6. Die Wachstumsrate aller drei Arten wird stärker von der Sterberate als von der Geburtsrate beeinflusst.

7. Die Geburtsrate hängt von der Altersstruktur und der Gelegegröße der adulten ♀ ab, sowie von der Entwicklungsgeschwindigkeit. Die kurzfristigen Schwankungen der Geburtsrate werden von der Schwankungen der Gelegegröße und der Altersstruktur, die langfristigen von der Entwicklungsdauer bestimmt.

8. Die Gelegegröße der adulten ♀ hängt ab von der Tiergröße, dem Nahrungsangebot und der Abundanz der eigenen und der anderen Arten. Das Nahrungsangebot ist mit der Wassertemperatur und der Tageslänge korreliert.

9. Die Umweltparameter Nahrung, Abundanz und Temperatur wirken mit einer Zeitverzögerung von 0,8 bis 1 Häutungsintervall. Diese Zeitverzögerung wurde aus Freilanddaten bestimmt.

10. Aufgrund der Größenunterschiede hat *Daphnia hyalina* die größte, *Daphnia cucullata* die geringste Eirate.

11. Die Unterschiede der Eiraten werden durch die Unterschiede der Entwicklungsgeschwindigkeiten genau kompensiert. Die Geburtsraten aller drei Daphnienarten sind gleich groß.

12. Die Sterberaten hängen ab von der mittleren Seetemperatur, der Tiergröße und der Abundanz. Ein Zusammenhang mit der Tageslänge und der Sonnenscheindauer konnte nicht nachgewiesen werden.

13. Die Mortalität durch Fischfraß erfolgt wahrscheinlich in der Dämmerung und in der Nacht, da in der Abenddämmerung Massenwanderungen von Fischen in das Pelagial und in der Morgendämmerung in das Litoral erfolgen. In der Nacht ist die Fischdichte in den oberen Schichten des Pelagials etwa zehn mal so groß wie tagsüber.

14. Die relative Mortalität der Daphnien wird von der relativen Größe und bei gleicher Größe von ihrer relativen Häufigkeit beeinflusst.

15. Die Größenselektion erfolgt wahrscheinlich nicht nach der absoluten Körpergröße, sondern nach einem mit diesem korrelierten Merkmal, da zwar eine Abhängigkeit des Selektionskoeffizienten von der Größe nachgewiesen werden konnte, jedoch bei gleich großen Tieren immer eine Art bevorzugt gefressen wird. Diese Bevorzugung ist nicht auf Abundanzunterschiede zurückzuführen.

16. Die Größenselektion hat einen nachweisbaren Einfluß auf die Altersstruktur der Daphnien. Bei *Daphnia hyalina* konnte ein Zusammenhang zwischen der Abnahme der mittleren Tiergröße und der Größe der Mortalität in einem Zeitintervall nachgewiesen werden.

17. Mit den Freilanddaten wurde ein Modell entwickelt, das die Koexistenz erklären kann. Die Stabilisierung beruht nach diesem Modell auf größenabhängiger Mortalität und Natalität, wowie auf der unterschiedlichen Tiefenschichtung der drei Daphnienarten. Die Selektion nach relativer Größe verringert dabei den Reproduktionsvorteil der größeren Arten. Es ist nach diesem Modell nicht notwendig, daß eine Art im Mittel eine größere Geburts- und Sterberate besitzt als die andere. Dies steht im Einklang mit den Freilanddaten.

18. Bei jahreszeitlichem Wechsel der Umweltbedingungen lassen sich mit dem entwickelten Modell Abundanzverschiebungen der drei Arten voraussagen, wobei im Frühjahr und Herbst *Daphnia hyalina* und *Daphnia galeata*, im Sommer *Daphnia cucullata* dominiert.

19. Das Modell und die Ergebnisse der Freilanduntersuchungen wurden mit dem Modell und den Ergebnissen von JACOBS verglichen und Unterschiede diskutiert.

G LITERATURVERZEICHNIS

- ALLAN, D. J. 1974. Balancing predation and competition in Cladocerans. *Ecology* 55: 622 - 629
- AMANN, CH. 1974. Vergleichende Untersuchungen zur sommerlichen Primärproduktion im Brunnsee und Klostersee (Chiemgau). Diplomarbeit in Zoologie an der Universität München.
- ARCHIBALD, CH. P. 1975. Experimental observations on the effects of predation by Goldfish (*Carassius auratus*) on the zooplankton of a small saline lake. *J. Fish. Res. Board Can.* 32: 1589 - 1594
- AURICH, H. J. 1933. Das Zooplankton einiger Seen des Chiemgaus. Seine lokale Verbreitung und Verteilung in Raum und Zeit. *Int. Revue. ges. Hydrobiol.* 29: 295 - 345
- BANTA, A. M. et al. 1939. Studies on the Physiology, Genetics, and Evolution of some Cladocera. Paper No. 39, Department of Genetics, Publ. by Carnegie Institution of Washington.
- BEAUCHAMP, P. de 1952. Un facteur de la variabilité chez les rotifères du genre *Brachionus*. *C. R. Acad. Sci. (Paris)* 234: 573 - 575
- BOHL, E. 1974. Untersuchungen über die Mortalität der sympatrischen Daphnienarten *D. hyalina* und *D. cucullata* (Crustacea, Cladocera) durch Fischfraß unter besonderer Berücksichtigung ihrer Abhängigkeit von der Lichtintensität. Diplomarbeit in Zoologie an der Universität München.

- BOTTRELL, H. H. 1975. The Relationship between Temperature and Duration of Egg Development in some Epiphytic Cladocera and Copepoda in the River Thames. Reading with a Discussion of Temperature Functions. *Oecologia (Berl.)* 18: 63 - 84
- BROOKS, J. L., DODSON, St. I. 1965. Predation, Body size, and composition of plankton. *Science* 150: 28 - 35
- BUIKEMA, A. J. 1973 a. Some effects of light on the growth, molting, reproduction and survival of the Cladoceran, *Daphnia pulex*. *Hydrobiologia* 41: 391 - 418
- 1973 b. Filtering rate of the cladoceran, *Daphnia pulex* as a function of body size, light and acclimation. *Hydrobiologia* 41: 515 - 527
- BURGIS, M. J. 1967. A quantitative study of reproduction in some species of CERIODAPHNIA (Crustacea: CLADOCERA). *J. Animal. Ecology* 36: 61 - 75
- BURNS, C. W. 1968. The relationship between body size of filterfeeding Cladocera and the maximum size of particle ingested. *Limnology and Oceanography* 13: 675 - 678
- CASWELL, H. 1972. On instantaneous and finite birth rates. *Limnology and Oceanography* 17: 787 - 791
- CLARK, A. S., CARTER, J. C. H. 1974. Population dynamics of Cladocerans in Sunfish Lake, Ontario. *Can. J. Zool.* 52: 1235 - 1242

- COMITA, G. W., ANDERSON, G. C. 1959. The seasonal development of a population of *Diaptomus ashlandi* Marsh, and related phytoplankton cycles in Lake Washington. *Limnology and Oceanography* 4: 37 - 52
- CONFER, J. L., BLADES, P. I. 1975. Reaction distance to zooplankton by *Lepomis gibbosus*. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 19: 2493 - 2497
- COOPER, W. E. 1965. Dynamics and production of a natural population of a Fresh Water Amphipod, *HYALELLA AZTECA*. *Ecological Monographs* 35: 377 - 394
- CREITZ, G. I., RICHARDS, F. A. 1955. The estimation and characterization of plankton populations by pigment analysis. III. A note on the use of Millipore membrane filters in the estimation of plankton pigments. *J. Mar. Res.* 14: 211 - 216
- EDMONDSON, W. T. 1968. A graphical model for evaluating the use of the egg ratio for measuring birth and death rates. *Oecologia (Berl.)* 1: 1 - 37
- EDMONDSON, W. T., WINBERG, G. G. 1971. A manual on methods for assessment of secondary productivity in fresh waters. IBP Handbook No. 17. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- EGLOFF, D. A., PALMER, D. S. 1971. Size relations of the filtering area of two *Daphnia* species. *Limnology and Oceanography* 16: 900 - 905

- FRANK, P. W. 1952. A laboratory study of intraspecies and interspecies competition in *Daphnia pulicaria* (Forbes) and *Simocephalus vetulus* O. F. Müller. *Physiol. Zool.* 25: 178 - 204
- GESSNER, F. 1953. Die Limnologie des Naturschutzgebietes Seeon. *Arch. Hydrobiol.* 17: 553 - 624
- GILBERT, J. J. 1967. Asplanchna and postero-lateral spine production in *Brachionus calyciflorus*. *Arch. Hydrobiol.* 64: 1 - 62
- GIRSA, I. I. 1959. The influence of illumination on the availability of food for certain fishes. *Trud. Inst. Morf. Ziv.* 13: 118 - 128
- GREEN, J. 1966. Seasonal variation in egg production by Cladocera. *J. Anim. Ecol.* 35: 77 - 104
- HALBACH, U. 1969. Das Zusammenwirken von Konkurrenz und Räuber - Beute - Beziehungen bei Rädertieren. *Zool. Anz. Suppl.* - Bd. 33, *Verh. Zool. Ges.*: 72 - 79
- 1970. Die Ursachen der Temporalvariation von *Brachionus calyciflorus* Pallas (Rotatoria). *Oecologia (Berl.)* 4: 262 - 318
- HALBACH, U., BURKARDT, H. J. 1972. Sind einfache Zeitverzögerungen die Ursachen für periodische Populationschwankungen? *Oecologia (Berl.)* 9: 215 - 222
- HALL, D. J. 1964. An experimental approach to the dynamics of a natural population of *Daphnia galeata mendotae*. *Ecology* 45: 94 - 112

- HALLEGRAEFF, G. M. 1977. Pigment diversity in freshwater phytoplankton. II. Summer-succession in three Dutch lakes with different trophic characteristics. Int. Revue ges. Hydrobiol. 62: 19 - 39
- HANEY, J. F., HALL, D. J. 1973. Sugar-coated DAPHNIA: A presevation technique for Cladocera. Limnology and Oceanography 18: 331 - 333
- , - 1975. Diel vertical migration and filterfeeding activities of Daphnia. Arch. Hydrobiol. 75: 413 - 441
- HARDIN, G. 1960. The competitive exclusion principle Science 131: 1292 - 1297
- HAZELWOOD, D. H., PARKER, R. A. 1961. Population dynamics of some freshwater zooplankton. Ecology 42: 266 - 274
- , - 1963. Population dynamics of some freshwater zooplankton. II. The effect of lag. Ecology 54: 207 - 211
- HOBSON, E. S. 1965. Diurnal-Nocturnal activity of some inshore fishes in the Gulf of California. Copeia No. 3: 291 - 302
- HOFMANN, W., LOUIS, H. 1968. Eiszerfall - Landschaft bei Seeon, nördlich des Chiemsees. In: Landformen im Kartenbild Gruppe V: Alpenvorland, Kartenprobe 2. Georg Westermann Verlag
- HRBÁČEK, J., HRBÁČKOVÁ - ESSLOVÁ, M. 1960. Fish stock as a protective agent in the occurrence of slow-developing dwarf species and strains of the genus Daphnia. Int. Revue ges. Hydrobiol. 45: 355 - 358

HUTCHINSON, G. E. 1951. Copepodology for the ornithologist. Ecology 32: 571 - 577

JACOBS, J. 1967. Untersuchungen zur Funktion und Evolution der Zyklomorphose bei *Daphnia*, mit besonderer Berücksichtigung der Selektion durch Fische. Arch. Hydrobiol. 62: 467 - 541

- 1974. Quantitative measurement of food selection. A modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. Oecologia (Berl.) 14: 413 - 417

- 1977 a. Coexistence of similar zooplankton species by differential adaptation to reproduction and escape, in an environment with fluctuating food and enemy densities. I. A Model. Oecologia (Berl.) im Druck

- 1977 b. Coexistence of similar zooplankton species by differential adaptation to reproduction and escape, in an environment with fluctuating food and enemy densities. II. Field Data. Oecologia (Berl.) im Druck

KARST, H. 1968. Unterwasserbeobachtungen an sozialen Gruppierungen von Süßwasserfischen außerhalb der Laichzeit. Int. Revue ges. Hydrobiol. 53: 573 - 599

KATONA, S. K. 1973. Evidence for sex pheromones in Planktonic Copepods. Limnology and Oceanography 18: 574 - 583

KUCKLENTZ, V. 1975. Untersuchungen über selektives Fressen bei Forellen und Elritzen. Dissertation am Fachbereich Biologie der Universität München.

- LAMPERT, W. 1971. Untersuchungen zur Biologie und Populationsdynamik der Coregonen im Schluchsee. Arch. Hydrobiol./Suppl. 38: 237 - 314
- LESLIE, P. H. 1948. Some further notes on the use of matrices in population mathematics. Biometrika 35: 213 - 245
- McLAREN, I. A. 1963. Effects of temperature on growth of zooplankton, and the adaptive value of vertical migration. J. Fisheries Res. Board Can. 20: 685 - 727
- METZ, J. - P. 1974. Die Invertebratendrift an der Oberfläche eines Voralpenflusses und ihre selektive Ausnutzung durch die Regenbogenforellen (*Salmo gairdneri*). Oecologia (Berl.) 14: 247 - 267
- MURDOCH, W. W. et al. 1975. Switching in predatory fish. Ecology 56: 1094 - 1105
- NEILL, W. E. 1975. Resource partitioning by competing mictocrustaceans in stable laboratory microecosystems. Verh. Internat. Verein. Limnol. 19: 2885 - 2890
- NIE, N. H. et al. 1975. Statistical package for the social sciences. Mc Graw-Hill Book Company
- NIKOLSKY, G. V. übersetzt von Birkett, L. 1963. The ecology of fishes. Academic Press, London and New York.
- PALOHEIMO, J. E. 1974. Calculation of instantaneous birth rate. Limnology and Oceanography 19: 692 - 694

- PARKER, R. A. 1960. Competition between *Simocephalus vetulus* and *Cyclops viridis*. *Limnology and Oceanography* 5: 180 - 189
- 1961. Competition between *Eucyclops agilis* and *Daphnia pulex*. *Limnology and Oceanography* 6: 299 - 301
- PATALAS, K. 1975. The crustacean plankton communities of fourteen North American great lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 19: 504 - 511
- REDDY, S. R. 1975. Effect of water temperature on the predatory efficiency of *Gambusia affinis*. *Experientia* 31: 801 - 802
- RICHARDS, F. A., THOMPSON, T. G. 1952. The estimation and characterization of plankton populations by pigment analyses. II. A spectrophotometric method for the estimation of plankton pigments. *J. Mar. Res.* 11: 156 - 172
- SCHÄRFE, J. 1951. Fischwanderungen im Großen Plöner See während einer Tagesperiode, dargestellt an Echogrammen. *Arch. Fischereiwiss.* 3: 135 - 146
- SCHMELZER, Ch. 1976. Wachstumsreaktionen der drei sympatrischen Daphnienarten *DAPHNIA HYALINA*, *DAPHNIA GALEATA* und *D. CUCULLATA* bei verschiedenen Temperaturen und Algendichten. Diplomarbeit in Zoologie an der Universität München.
- SCHMIDT, Ch. 1952. Die Phyllopoden und Copepoden des Obinger- und Seeoner - Sees. *Arch. Hydrobiol.* 15: 179 - 208

- SCHRÖDER, R., SCHRÖDER, A. 1964. On the use of the echo sounder in lake investigations. Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 17: 167 - 188
- SCHWOERBEL, J. 1966. Methoden der Hydrobiologie. Franck'sche Verlagsbuchhandlung
- SEITZ, A., HALBACH, U. 1973. How is the population density regulated? Experimental studies on rotifers and computer simulations. Naturwissenschaften 60: 51
- SEGHES, B. H. 1975. Role of gill rakers in size-selective predation by lake whitefish. *Coregonus clupeaformis* (Mitchill). Verh. Internat. Verein. Limnol. 19: 2401 - 2405
- SIEBECK, O., 1960 a. Untersuchungen über die Vertikalwanderung planktischer Crustaceen unter Berücksichtigung der Strahlungsverhältnisse. Int. Revue ges. Hydrobiol. 45: 381 - 454
- , 1960 b. Die Bedeutung von Alter und Geschlecht für die Horizontalverteilung planktischer Crustaceen im Lunzer Obersee. Int. Revue ges. Hydrobiol. 45: 125 - 131
- SLOBODKIN, L. B. 1954. Population dynamics in *Daphnia obtusa* Kurz. Ecological Monographs 24: 69 - 88
- , 1963. Growth and regulation of animal populations. Holt, Rinehart and Winston, New York
- STARKWEATHER, P. L. 1975. Diel patterns of grazing in *Daphnia pulex* Leydig. Verh. Internat. Verein. Limnol. 19: 2851 - 28 57

- STAVN, R. H. 1975. The effects of predator pressure on species composition and vertical distribution of DAPHNIA in Piedmont Lakes of North Carolina, U.S.A. Verh. Internat. Verein. Limnol. 19: 2891 - 2897
- STROSS, R. G., CHISHOLM, S. W. 1975. Density stabilization in the Arctic populations of Daphnia. Verh. Internat. Verein. Limnol. 19: 2879 - 2884
- TAPPA, D. W. 1965. The dynamics of the association of six limnetic species of DAPHNIA in Aziscoos Lake, Maine. Ecological Monographs 35: 395 - 423
- WRIGHT, J. C. 1965. The population dynamics and production of Daphnia in Canyon Ferry Reservoir. Montana. Limnology and Oceanography 10: 583 - 590
- WRIGHT, S. 1921. Correlation and causation. Jour. Agr. Research 20: 557 - 585
- ZARET, T. M. 1972 a. Predator - prey interaction in a tropical lacustrine ecosystem. Ecology 53: 248 - 257
- , 1972 b. Predators, invisible prey, and the nature of polymorphism in the Cladocera (Class Crustacea). Limnol. & Oceanogr. 17: 171 - 183
- ZARET, TH. M., KERFOOT, W. CH. 1975. Fish predation on Bosmina longirostris: Body size selection versus visibility selection. Ecology 56: 232 - 237

H. ANHANG

Tabelle 24 Mittelwerte von Sonnenscheindauer, Tageslänge und Bewölkungsgrad in den Intervallen zwischen den Stichprobennahmen.

1973				1974			
Datum	Tagesl. (Std.)	Bew. (x/8)	Sonnenschd. (x/10 Std.)	Datum	Tagesl. (Std.)	Bew. (x/8)	Sonnenschd. (x/10 Std.)
5. 5.	15,1	5,4	54	13. 3.	11,7	4,7	53
19. 5.	15,8	4,5	85	30. 3.	12,8	3,3	85
6. 6.	16,4	6,5	42	8. 4.	13,2	3,9	69
14. 6.	16,6	5,9	57	24. 4.	14,4	7,2	20
26. 6.	16,6	2,4	112	8. 5.	15,2	6,2	51
3. 7.	16,5	3,4	103	16. 5.	15,7	2,6	99
7. 7.	16,4	6,1	57	23. 5.	16,0	5,7	71
15. 7.	16,2	4,8	74	30. 5.	16,3	5,2	77
21. 7.	15,9	6,3	43	8. 6.	16,5	6,0	52
1. 8.	15,5	4,8	63	19. 6.	16,6	4,9	81
5. 8.	15,2	2,1	119	26. 6.	16,6	6,3	44
12. 8.	14,8	1,1	127	3. 7.	16,6	5,2	67
18. 8.	14,4	4,5	76	11. 7.	16,3	6,7	44
27. 8.	14,0	5,6	50	13. 7.	16,3	6,4	47
1. 9.	13,5	2,1	96	25. 7.	15,7	2,7	103
11. 9.	13,1	3,1	89	1. 8.	15,3	3,5	109
17. 9.	12,6	5,5	33	5. 8.	15,3	5,8	50
29. 9.	11,7	4,9	37	12. 8.	14,9	2,9	105
10.10.	11,3	5,5	24	19. 8.	14,5	7,1	26
17.10.	10,8	6,3	16	26. 8.	14,1	4,3	75
24.10.	10,4	2,6	59	12. 9.	12,8	4,2	69
2.11.	9,5	5,1	33	22. 9.	12,3	6,0	41
10.11.	9,1	5,3	36	28. 9.	11,9	6,4	26
				23.10.	8,9	5,9	21

Programm zur Interpolation der Verteilungen, die nicht
getrennt nach Tiefen ausgezählt wurden. Das Programm
bereitet die Dateien mit den Verteilungen für das
folgende Programm (Berechnung der Entwicklungsdauer) vor.

```
000010 *BEGIN*
000020 *INTEGER* A, ZP[N:48], ZV[N:47], ZV[N:6];
000030 *ARRAY* M, E, VERT, TEMP[N:13];
000040 *INTEGER* P, V, T, J;
000045 P:=20; SYSUNIT(1,P);
000050 P:=V:=0;
000060 READ(ZT,ZP,ZV);
000070 *FOR* T:=0*STEP*1*UNTIL*48*DO*
000080 *BEGIN*
000090 READ(TEMP);
000100 PUT(30,ZT[T],TEMP);
000110 *END*
000120 *FOR* T:=0*STEP*1*UNTIL*6*DO*
000130 *BEGIN*
000140 READ(VERT);
000150 PUT(40,ZV[T],VERT);
000170 *END*
000180 MA:
000190 *IF* ZP[P]*EQUAL*ZV[V]*THEN*
000200 *BEGIN*
000210 GET(40,ZV[V],VERT);
000220 PUT(50,ZV[V],VERT);
000230 T:=V;
000240 P:=P+1; V:=V+1;
000245 *IF* P*EQUAL*48*THEN* *GOTO* ENDE;
000250 *GOTO* MA;
000260 *END*
000270 *ELSE*
000280 *BEGIN*
000290 GET(40,ZV[V],E);
000300 *FOR* J:=0*STEP*1*UNTIL*13*DO*
000310 M[J]:=(E[J]-VERT[J])*(7P[P]-7V[T])/(ZV[V]-ZV[T])*VERT[
J];
000320 PUT(50,ZP[P],M);
000330 *END*
000340 P:=P+1;
000350 *IF* P*EQUAL*48*THEN* *GOTO* ENDE;
000360 *GOTO* MA;
000370 ENDE:
000380 *END* PROGRAM;
```

Programm zur Berechnung der Entwicklungsdauer
Programmiersprache ALGOL 60

```
'BEGIN' 'INTEGER' I;
OUTPUT(9, '('/10B'('TAGESNUMMER')',10B'('ENTWICKLUNGSDAUER')')');
'FOR' I:= 1 'STEP' 1 'UNTIL' 48 'DO'
'BEGIN'
'ARRAY' TAG, NACHT, MITTE, TEMP[0:13];
'REAL' D, TD, TAGL, I; 'INTEGER' TAGN, K;
'PROCEDURE' GEW(V);
'ARRAY' V;
'BEGIN'
'INTEGER' I;
'REAL' S, SUM, T;
SUM:= 0;
'FOR' I:= 0 'STEP' 1 'UNTIL' 13 'DO'
'BEGIN'
T:= LN(TEMP[I]);
S:= V[I]*EXP(-1.723+14.297*T - 16.28*T*x2 + 8.998*T*x3-
2.464*T*x4 + 0.2589*T*x5);
SUM:= SUM + S;
'END';
TD:= SUM;
'END';
'PROCEDURE' VERT;
'BEGIN'
'INTEGER' J;
'FOR' J:= 0 'STEP' 1 'UNTIL' 13 'DO'
MITTE[J]:= (NACHT[J] - TAG[J])*I + TAG[J];
'END' VERT;
K:= 40; SYSUNIT(1,K); READ(TAGN, TAGL);
GET(10,TAGN,TAG); GET(10,TAGN,NACHT);GET(10,TAGN,TEMP);
GEW(TAG);
D:=TD*(TAGL-5)*2;
GEW(NACHT);
D:= D + TD * (20 - TAGL) * 2;
'FOR' I:= 0.1 'STEP' 0.1 'UNTIL' 1 'DO'
'BEGIN'
VERT;
GEW(MITTE);
D:= D + TD;
'END';
'FOR' I:= 0.125 'STEP' 0,125 'UNTIL' 1 'DO'
'BEGIN'
VERT;
GEW(MITTE);
D:= D + TD;
'END';
D:= D/4800;
OUTPUT(9, '('/21B - 3ZD,21B - 2ZD.D')', TAGN, D);
'END' SCHLEIFE
'END' PROGRAMM;
```

Programm zur Berechnung von Geburts- und Sterberaten
Programmiersprache FORTRAN IV.

```
FTN4,L
      PROGRAM GUS
C      BERECHNUNG VON GEBURTS- UND STERBERATEN
C      EINGABE TAGNR., TIERZAHL, EIZAHL, D
      REAL J0, J1, M, M1, N1, N0
      INTEGER T, T0, T1, K
      WRITE (6,3000)
C      SCHREIBEN DER TABELLENUEBERSCHRIFT
      READ(5,*) T0, N0, E0, D0
20    READ(5,*) T1, N1, E1, D1
      IF(D1.EQ.0) GOTO 4000
      IF(E0.EQ.0.OR.N0.EQ.0.OR.E1.EQ.0.OR.N1.EQ.0) GOTO 1500
      T= T1 - T0
      R= ALOG(N1/N0)/T
      RE= ALOG(E1/E0)/T
      D= ((D0 * E0) + (D1 * E1))/(E0 + E1)
      K= 0
      M= 0
30    F= (1-EXP(RE))/RE * (RE+M)/(1-EXP((RE+M) * D))
      B= E0 * F/N0
      B= R * B/(EXP(R)-1)
      M1= B - R
      K= K + 1
      DI= M1 - M
      FE= ABS(DI/M1)
      IF((FE-0.001).LE.0) GOTO 100
      M= M1
      GOTO 30
100  WRITE(6,3200) T0, N0, E0, D, R, B, M, K
1500 T0= T1
      N0= N1
      E0= E1
```

```
D0= D1
GOTO 20
3000 FORMAT("TAGNR",3X,"TIERZAHL",3X,"EIZAHL",3X,
1"ENTWD",6X,"R",9X,"B",9X,"M",6X,"ITERZ")
3200 FORMAT(I5,I11,I9,F8.1,3(F10.4),I7)
3300 FORMAT("ENDE")
4000 WRITE(6,3300)
STOP
END
END$
```

In der angegebenen Form läuft das Programm zum Beispiel auf einem Prozessrechner HP 21MX. Die Eingabe erfolgt formatfrei über den Kanal 5, die Ausgabe auf den Kanal 6.

Mit dem folgenden ALGOL 60-Programm werden in eine Datei SPSS-PROGRAMME mit je einem Datensatz ausgegeben, der die Umweltparameter mit steigender Zeitverzögerung enthält. Mit dem Kommando \$TRUE kann diese Datei abgearbeitet werden. Als Ergebnis erhält man multiple und partielle Korrelationskoeffizienten der Gelegegröße mit den zeitlich verschobenen Umweltfaktoren. In der angegebenen Form läßt sich das Programm nur an einer TR 440 Rechenanlage rechnen.

```

000000 'BEGIN' 'COMMENT',
000000
000000 / INTERPOLATION DER HESSWEIE FUER VERSCHIEDENE ZEITPUNKTE BEI VARIABLER ZEIT-
000000 / VERZÖGERUNG.
000000 / DIE DATEN WURDEN IN DER REIHENFOLGE (MESSTAG,TL),CHLA,CHLB,CHLC,H,SD,BEW,D,
000000 / PROPENTAG,NH,NG,NC,T,N AUS DER DATEI 10, (GRÖSSEN UND RATEN MIT KENNZIFFERN)/
000000 / AUS DER DATEI 11 EINGELESEN.
000000 / DIE ERGEBNISSE WERDEN IN DIE DATEI 9 AUSGEGEBEN, SIE BESTEHEN AUS EINEM VOLL-/
000000 / STÄNDIGEM SPSS-PROGRAMM.
000000 / DIE AUSGABE ERFOLGT IN DER REIHENFOLGE TAG,GROESSE,RATE,TEMP,A,B,C,H,TL,BEW,
000000 / SD,NH,NG,NC.
000000
000000
000000 'REAL' K,TEPA,B,C,H,E,TAL,BL;
000000 'INTEGER' N,I,J,GROESSE,RATE,TAG,S,NHY,NGA,NCU;
000000 'INTEGER' I,ARKAY, MESSTAGC:48,J,PROBENTAG, D [0:47];
000000 'ARRAY' CHLA,CHLB,CHLC,H,SL,BEW,TEMP,TL,NH,NG,NC [0:48],CHLAN,CHLBN,CHLCN,HN,
000000 SDN,BEWN,TEMPN,TLN,RECHENTAG,NHN,NGN,NCN [0:47], T [0:13];
000000 'PROCEDURE' INTERPOL (PA,PN);
000000 'ARRAY' PA,PN;
000000 'BEGIN' 'INTEGER' I,J;
000000 'FOR' I:= 0 'STEP' 1 'UNTIL' 47 'DO'
000000 'BEGIN' 'IF' RECHENTAGC[J] 'LESS' 70 'THEN' 'BEGIN' PNC[I] := -99 ; 'GOTO' M; 'END'
000000 'ELSE' 'IF' J:= 0 'STEP' 1 'UNTIL' 48 'DO'
000000 'BEGIN' 'IF' RECHENTAG[I] = MESSTAGC[J] 'THEN' 'BEGIN' PNC[I] := PAC[J];
000000 'GOTO' M; 'END'
000000 'ELSE' 'IF' RECHENTAGC[J] 'LESS' MESSTAGC[J] 'THEN' 'BEGIN'
000000 PNC[I] := PAC[J-1] + (PAC[J] - PAC[J-1]) * (RECHENTAGC[I] - MESSTAGC[J-1])
000000 )/(MESSTAGC[J] - MESSTAGC[J-1]); 'GOTO' M; 'END'; 'END';
000000 M: 'END';
000000

```

```

010330 I:= 10; SYSUNIT(1,I);
010340 'FOR' I:=0 'STEP' 1 'UNTIL' 48 'DO'
010350 READ(MESSSTAGC11,TL11);
010360 READ(CHLA,CHLB,CHLC,H,SD,BEW,D,PROBENTAG,NH,NG,NC);
010370 'FOR' I:= 0 'STEP' 1 'UNTIL' 48 'DO'
010380 'BEGIN' READ(T);
010390 TEMP11:=0;
010400 'FOR' J:=0 'STEP' 1 'UNTIL' 13 'DO'
010410 TEMP11:= TEMP11 + TCJ1;
010420 TEMP C1 := TEMP C11/14;
010430 'END';
010440 READ (N);
010450
010460 'FOR' K:= 0 'STEP' 0.2 'UNTIL' 4.6 'DO'
010470 'BEGIN'
010480 OUTPUT(9,1,1,1)('U SPSS,ASP=20,CARD=1')',/
010490 'KORRELATIONSANALYSE, TAU= '),'B-D,D,(' *D,')',/
010500 'DATEN')',/
010510 'TAG,GROSSE,RATE,TEMP,A,B,C,H,TL,BEW,SONN,NH,NG,NC')',/
010520 'CARD')',/
010530 'N OF CASES '),'DDD',/
010540 'INPUT FORMAT
010550 'FREEFIELD')',/
010560 'N=(A+B+C)*H')',/
010570 'COMPUTE
010580 'Z=NH+NG+NC')',/
010590 'ASSIGN MISSING N,Z(-99)')',/
010600 'MISSING VALUES
010610 TAG,GROSSE,RATE,TEMP,A,B,C,H,TL,BEW,SONN,NH,NG,NC(-99)')',/
010620 'REGRESSION
010630 VARIABLES=GROSSE,RATE,TEMP,N,Z,SONN,TL')',/
010640 '158'('REGRESSION=RATE WITH GROSSE,TEMP,N,SONN,TL (2),Z(1)')',/
010650 '158'('REGRESSION=GROSSE WITH TEMP,N,SONN,TL(2),Z(1)')',/
010660 'STATISTICS
010670 '1,2')',/
010680 'READ INPUT DATA')',K,N);
010690

```

```

00060 'FOR' I:= 0'STEP' 1 'UNTIL' 47 'DO'
00065 RECHENTAGCII:= PROBENTAGCII - DCII * K/10;
00070 INTERPOL(CHLA,CHLAN);
00075 INTERPOL(CHLB,CHLBN);
00080 INTERPOL(CHLC,CHLCN);
00085 INTERPOL(H,HNI);
00090 INTERPOL(SD,SUN);
00095 INTERPOL(BEW,BEWH);
00100 INTERPOL(TEMP,TEMPN);
00105 INTERPOL(TL,TLN);
00110 INTERPOL(NH,NHN);
00115 INTERPOL(NG,NGN);
00120 INTERPOL(NC,NCN);
00125 I:= 1; SYSUNIT(1,I);
00130 AM;
00135 READ(GROSSE);
00140 'IF' GROSSE = 1100 'THEN' 'BEGIN' READ(TAG);
00145 'FOR' I:=0'STEP' 1 'UNTIL' 47 'DO'
00150 'IF' PROBENTAGCII = TAG 'THEN'
00155 'BEGIN' TE:= TEMPCII;
00160 A:= CHLANCII;
00165 B:=CHLBNCII;
00170 C:=CHLCCII;
00175 HE:= HNLCII;
00180 TAL:=TLNCII;
00185 BE:= BEWNCII;
00190 S:=SDNLCII;
00195 NHY:=NHNLCII;
00200 NGA:=NGNLCII;
00205 NCU:=NCNLCII;
00210 'GOTO' AN;
00215 'END'; 'GOTO' FEHLER;

```

```

0 101 C 'END'
0 102 C 'ELSE' 'BEGIN' 'IF' GROESSE = 2000 'THEN' 'GOTO' ENDE 'ELSE'
0 103 'BEGIN' READ(KATE);
0 104 S OUTPUT(9, '(1)-DDD,B-DD, ', B-DD, DD, B-DD, D, 3(B-DD, D), B-DD, DD, B-DD, D, B-DD, D,
0 105 B-DD, 3(B-DD, D)), TAG, GROESSE/10, RATE/100, TE, A, B, C, HE, TAL, BE, S, NHY, NGA, NCU);
0 106 'END'; 'END'; 'GOTO' AM;
0 107
0 108 ENDE;
0 109
0 110 S OUTPUT(9, '(1)-('PARTIAL COHR RATE,GROESSE BY TEMP,N,Z,SONN,TL (5)')', /
0 111 S 158('RATE,TEMP BY GROESSE,N,Z,SONN,TL (5)')', /
0 112 S 158('RATE,N BY GROESSE,TEMP,Z,SONN,TL (5)')', /
0 113 S 158('RATE,Z BY GROESSE,TEMP,N,SONN,TL (5)')', /
0 114 S 158('RATE,SONN BY GROESSE,TEMP,N,Z,TL (5)')', /
0 115 S 158('RATE,TL BY GROESSE,TEMP,N,Z,SONN (5)')', /
0 116 S 158('GROESSE,TEMP BY N,Z,SONN,TL (4)')', /
0 117 S 158('GROESSE,N BY TEMP,Z,SONN,TL (4)')', /
0 118 S 158('GROESSE,Z BY TEMP,N,SONN,TL (4)')', /
0 119 S 158('GROESSE,SONN BY TEMP,Z,N,TL (4)')', /
0 120 S 158('GROESSE,TL BY TEMP,Z,N,SONN (4)')', /
0 121 S ' ('FINISH')')');
0 122
0 123 REWIND(11);
0 124 'END' F;
0 125 'GOTO' FERTIG;
0 126
0 127
0 128 FEHLER:
0 129 OUTPUT(9, '(1)-(' FEHLER BEI TAGNUMMER '),'B0DD()'), TAG);
0 130
0 131 FERTIG:
0 132 'END' PROGRAMM;
0 133

```

LEBENS LAUF

Name	Alfred Seitz
geboren am	5. Mai 1948 in Waldmünchen
Eltern	Alfred Seitz, Braumeister Maria Seitz, geb. Krämer
Schulbesuch	
Herbst 1954 - 1960	Volksschule in Waldmünchen Klassen 1 - 6
1960 - 1964	Technische Abteilung der Staatl. Realschule Furth i. Wald Klassen 1 - 4; Prüfung der Mittl. Reife
1964 - 1967	Max - Reger - Gymnasium Amberg Klassen 11 - 13; Abitur Juni 1967
Oktober 1967- März 1969	Wehrpflichtiger bei der Bundeswehr
April 1969- Mai 1973	Studium der Biologie und Chemie an der Ludwig-Maximilians-Universität München
Frühjahr 1973	Wissenschaftliche Prüfung für das Lehramt an Gymnasien in den Fächern Biologie und Chemie
Seit Mai 1973	Dissertation am Zoologischen Institut der Universität München unter der Lei- tung von Herrn Prof. Ph. D. J. Jacobs
Juli 1973- Oktober 1975	Verwalter der Dienstgeschäfte eines Wissenschaftlichen Assistenten am Zoologischen Institut der Univer- sität München
Seit 30.8.1974	Verheiratet mit Gisela Seitz, geb. Farwick
Seit November 1975	Verwalter der Dienstgeschäfte eines Wissenschaftlichen Assistenten am Lehrstuhl für Tierökologie der Universität Bayreuth

Dissertationsdruck
GmbH & Co. KG.

M. SCHADEL

86 Bamberg · Hohe-Kreuz-Str. 9b · Tel. 0951/5 44 14